This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

VORLESUNGEN

ÜBER

PFLANZENPHYSIOLOGIE

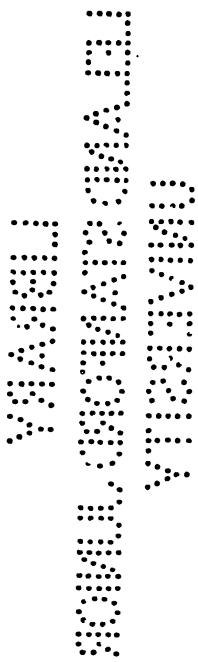
VON

DR. LUDWIG JOST,
a. o. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG.

MIT 172 ABBILDUNGEN.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Alle Rechte vorbehalten.



Vorwort.

Die Pflanzenphysiologie hat gerade in den letzten Jahren eine Reihe von trefflichen Bearbeitungen erfahren. Neben dem PFEFFERschen Handbuch, das die moderne Pflanzenphysiologie begründet hat, liegen kürzere Darstellungen in Lehrbüchern der gesamten Botanik z. B. von NOLL und WIESNER vor. Ein Lehrbuch der Pflanzenphysiologie von mittlerem Umfang fehlt aber augenblicklich.

Das vorliegende Buch stellt sich die Aufgabe, den mit den Grundlagen der Naturwissenschaft Vertrauten in die Physiologie der Pflanzen einzuführen. Da es sich in dieser Aufgabe mit den Vorlesungen deckt, die ich seit einer Reihe von Jahren an hiesiger Universität gehalten habe, und da es aus ihnen hervorgegangen ist, so habe ich es „Vorlesungen" über Pflanzenphysiologie genannt.

Die Eigenart eines solchen Lehrbuches kann zur Zeit, wenn man von der Darstellungsweise absieht, nur in der Auswahl und in der Gliederung des Stoffes liegen. Wer andere Bearbeitungen der Pflanzenphysiologie kennt, wird beurteilen können, worin sich die vorliegende von ihren Artgenossen unterscheidet. Deshalb darf ich es wohl unterlassen, den Gedankengang des Buches, der aus der Inhaltsübersicht zu ersehen ist, hier zu besprechen. Noch weniger möchte ich den Versuch machen, ihn zu begründen; wenn er nicht für sich selbst spricht, wird ihm die Motivierung im Vorwort nicht aufhelfen. So kann ich mich hier darauf beschränken, einige Worte über die Behandlung der Literatur und über die Abbildungen zu sagen.

Eine Literaturzusammenstellung findet sich am Schlusse jeder Vorlesung. Sie enthält neben den fundamental wichtigen Arbeiten über das betreffende Gebiet meist auch zahlreiche Spezialarbeiten, die als Quellen einzelner Beobachtungstatsachen oder Anschauungen genannt sind. Daß in dieser Beziehung die Auswahl der Literatur willkürlich sein mußte, versteht sich von selbst; denn man könnte ja schließlich fast für jedes Wort einen oder mehrere Autoren zitieren. Die Stellung, die in der heutigen Literatur das PFEFFERsche Hand-

74500

buch[1]) einnimmt, hätte fast auf jeder Seite seine Anführung notwendig gemacht; statt dessen mag hier der generelle Hinweis auf dieses Buch genügen. Wo es dennoch zitiert worden ist, da geschah das zumeist in der abgekürzten Form „Pfeffer Physiol." Dagegen sind die anderen Werke in der Regel im Text nur nach Autor und Erscheinungsjahr bezeichnet. Die Jahreszahlen dienen ausschließlich als Hinweis auf das Zitat am Schlusse der betreffenden Vorlesung, und sie sollen nicht etwa die Zeit der Entdeckung einer Tatsache, der Begründung einer Theorie kennzeichnen. Daß gerade die neuere und neueste Literatur in den Vordergrund gestellt wurde, geschah nur deshalb, weil man mit ihrer Hilfe stets auch die älteren Arbeiten auffinden kann; eine übertriebene Wertschätzung der modernen Leistungen darf man also in derartigen Zitaten nicht erblicken. Auf die Geschichte unserer Wissenschaft konnte übrigens nur an wenigen Orten, wo es sich um fundamental wichtige Fragen handelt, eingegangen werden.

Von den Abbildungen sind nur wenige Originale. Weitaus die Mehrzahl sind Kopien aus Abhandlungen oder Lehrbüchern, und für ihre Herstellung bin ich Frl. A. Winnecke zu großem Dank verpflichtet. Außerdem wurden auch den folgenden Werken eine Anzahl von Clichés entnommen:

Detmer, W. Pflanzenphysiologisches Praktikum. Jena 1888.
— Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Jena 1903.
Fischer, A. Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl. Jena 1903.
Goebel, K. Organographie der Pflanzen. Jena 1898/1901.
Klebs, G. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903. (Fig. 103, bei der eine diesbezügliche Bemerkung fehlt.)
Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
Strasburger, Noll, Schenck und Schimper. Lehrbuch der Botanik. 5. Aufl. Jena 1902. (Zitiert als „Bonner Lehrbuch".)
Strasburger, E. Das botanische Praktikum. 4. Aufl. Jena 1903.
Verworn, M. Vergleichende Physiologie. 3. Aufl. Jena 1901.

Den Verfassern dieser Bücher spreche ich für die Erlaubnis, die Abbildungen verwenden zu dürfen, meinen besten Dank aus.

Straßburg i. E., im November 1903.

L. Jost.

[1]) Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze. Bd. I, 2. Aufl. Leipzig 1897; Bd. II, 1. Hälfte 2. Aufl. Leipzig 1901; Bd. II, 1. Aufl. Leipzig 1881.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Aufgaben der Physiologie 3. Methoden der Physiologie 4.

Erster Teil.

Stoffwechsel.

I. Stoffliche Zusammensetzung der Pflanze.

Chemische Analyse 5.

Mikroskopische Analyse. Bau der Zelle 9. Chemie der Zelle, insbesondere des Protoplasmas 10. Struktur des Protoplasmas 12.

II. Stoffaufnahme im allgemeinen.

Osmose 15.

Osmotische Eigenschaften des Protoplasmas. Impermeabilität 18. Osmotischer Druck 21. Permeabilität 24. Speicherung 26. Wahlvermögen 26.

III. Stoffaufnahme im einzelnen. Verwendung der aufgenommenen Stoffe.

Erstes Kapitel.

Das Wasser.

1. Bedeutung des Wassers 31.
2. Die Wasseraufnahme.
   - Durch die Wurzel. Eigenschaften des Bodens 32. Eigenschaften der Wurzel 33. Aeußere Einflüsse 38.
   - Durch oberirdische Organe 40.
3. Die Wasserabgabe.
   - Transpiration. Nachweis 44. Kutikuläre und stomatäre Transpiration 46. Aeußere Einflüsse 48. Stomata 49. Transpirationsschutz 53. Transpirationsförderung 54. Bedeutung der Transpiration 54.
   - Abgabe flüssigen Wassers 62 (s. unter 4).
4. Die Wasserleitung.
   - Organe der Wasserleitung. Zellen 56. Gefäße 58. Füllung der Gefäße mit Wasser 61.
     - Bluten 62. Bedingungen 65. Ursachen 67.
     - Wasserabgabe durch Hydathoden 69.
     - Bedeutung der Abgabe von flüssigem Wasser 73.
   - Ursachen der Wasserleitung.
     - Die Quantitätsfrage bei der Wasserleitung 75.
     - Wurzeldruck als Ursache der Wasserleitung 77.

Saugung der Blätter als Ursache der Wasserleitung 79.
Physikalisches 79. Eigenschaften der Pflanze 81. Jaminsche Kette 89. Einfluß lebender Zellen 92.

Zweites Kapitel.

Die Aschensubstanzen.

1. Herkunft der Asche 95.
2. Aufnahme der Asche 96.
3. Bedeutung der Asche 98.
   Notwendigkeit bestimmter Elemente 98. Nachweis der Notwendigkeit besonders durch Wasserkultur 99. Bedeutung der notwendigen Elemente 101.
   Entbehrlichkeit andrer Elemente 106. Reizstoffe 107.
4. Die Aschensubstanzen im Boden.
   Der Boden. Entstehung 110. Aschengehalt 112. Absorption 113.
   Die Einwirkung der Pflanze auf den Boden. Verwachsung der Wurzelhaare mit dem Boden 115. Säureausscheidung 116. Neubildung von Wurzelhaaren 118. Verzweigung der Wurzel 119.
5. Boden und Pflanzenverteilung.
   Chemisch-physikalische Ursachen der Pflanzenverteilung 119. Konkurrenz 122. Historische Ursachen 123.
6. Boden und Landwirtschaft 123.

Drittes Kapitel.

Kohlenstoff und Stickstoff.

A. Assimilation bei den Autotrophen.

a. Assimilation des Kohlenstoffes.
1. Die fundamentalen Tatsachen.
   Nachweis der Zerlegung der CO_2. Gasblasenmethode 127. Gasanalyse 128. Andere Methoden 129.
   Bedeutung des Chlorophylls 130. Chemie und Physik des Chlorophylls 132.
   Mitwirkung des Sonnenlichtes 134.
   Assimilationsprodukte. Qualität 135. Quantität 139.
2. Einfluß äußerer Faktoren auf die CO_2-Assimilation.
   Einfluß der CO_2. CO_2 in Luft, Boden, Wasser 144. Einfluß der Konzentration 145. Eindringen in die Pflanze 146.
   Einfluß anderer Faktoren.
   α) indirekter, durch Veränderung der Pflanze 147.
   β) direkter Einfluß des Sauerstoffes 150, der Temperatur 151, des Lichtes 152. Lichtintensität 152. Wellenlänge 153. Licht als Energiequelle 157. Licht wird absorbiert 158.
3. Historische Notizen über die Assimilation der CO_2 159.

b. Assimilation des Stickstoffes.
   Stickstoffquellen 161. Stickstoffgewinn und Verlust in der Natur 164.
   Aufnahme des Stickstoffes 166.
   Assimilation des Stickstoffes. Bildung von Eiweiß 167. Chemie der Eiweißkörper 168. Assimilation der Salpetersäure 171, des Ammoniaks 172; organische N-verbindungen 173.
   Assimilation des Schwefels und Phosphors 175.

c. Verwendung der Assimilate.
1. Lösung der Reservestoffe.
   α) im Samen 179.
   Stärke 181. Diastase 182.
   Die Enzyme 184. Katalytische Erscheinungen 185. Wirkung der Enzyme auf H_2O_2 186. Unvollständigkeit der Enzymreaktionen 187.
   Lösung der Stärke im Samen 187. Entfernung des Embryos 188. Hemmungen 189.
   Cellulose 190. Zellwand 191. Cytase 191.
   Fette 192. Chemie 192. Spaltung 193.
   Eiweiß 193. Pepsin und Trypsin 194.
   β) in Stauden 196.
   γ) in Bäumen 197.
   δ) im Laubblatt 198.
2. Wanderung der gelösten Reservestoffe.
   Auswanderung aus dem Laubblatt 201, aus anderen Reservestoffbehältern 202.

Ursachen der Wanderung. Diffusion 203. Beschleunigende Momente 205.
Organe der Stoffwanderung. Parenchym 206. Siebröhren 207. Gefäße 208.
Ziele der Wanderung 209.
3. Verwendung der Wanderstoffe.
zu Bauzwecken 210.
Bildung von Reservestoffen. Kohlehydrate 210. Eiweiß 210. Fett 212.
Bildung von Abfallprodukten 213.

B. Assimilation bei den Heterotrophen.

a. Saprophyten.
1. Erwerbung des Kohlenstoffes 215.
Nährwert verschiedener C-quellen 216. Omnivoren und Spezialisten 218. Chemische Struktur und Nährwert 218. Elektion 219.
2. Erwerbung des Stickstoffes 219.
3. Die Saprophyten in der Natur 220.
Tote Organismen, Humus 221. Ausscheidung von Enzymen 221.
b. Insektivoren 223.
c. Parasiten 225.
d. Der Stoffwechsel der Heterotrophen 228.

C. Dissimilation bei Auto- und Heterotrophen.

a. Atmung.
Verminderung des Trockengewichtes 230. Oekonomischer Koeffizient 231.
Verbreitung der Atmung. Nachweis 231. Atmung der chlorophyllhaltigen Zelle 234.
Atmungsmaterial. Kohlehydrate: vollständige Verbrennung 237, Bildung von Säuren, besonders bei Pilzen und Sukkulenten 238. Fette 241. Eiweiß 242.
Abhängigkeit von der Außenwelt. Licht und Temperatur 243. Stoffliche Einflüsse 244.
Intramolekulare Atmung 245.
Ursache (246) und Bedeutung (248) der Atmung.
Historische Notizen 249.
b. Gärung 250.
1. Die alkoholische Gärung, besonders bei der Hefe 251.
Nährstoffe (251) und Gärstoffe (252) der Hefe.
Produkte der Gärung 254.
Ursache der Gärung 255. Zymase 255. Verhältnis zu den Enzymen 256. Zymase bei intramolekularer Atmung 257.
Abhängigkeit vom Sauerstoff 257. Aerobe, Anaerobe 258.
Biologische Bedeutung der Gärung 258.
2. Die Butylgärung 259. Einwirkung des Sauerstoffes 260.
3. Vergärung des Alkohols zu Essigsäure und Kohlensäure 262.
4. Vergärung von Kohlehydraten 263.
Milchsäurebildung 263.
Buttersäurebildung 263. Vergärung von Cellulose 264, von Pektin 265.
Verwertung der Gärprodukte durch andere Organismen 265.
5. Vergärung von Eiweiß 265.

D. Eigenartige Fälle von Dissimilation und Assimilation.

a. Oxydation anorganischer Stoffe (Atmung).
1. Schwefelbakterien.
Beggiatoa. Herkunft des H_2S 267. Veratmung desselben 267.
Rote Schwefelbakterien 270.
2. Eisenbakterien 271.
3. Nitrobakterien.
Entstehung von Ammoniak. Harnstoffgärung 272.
Oxydation des Ammoniaks 273. Nitrat- und Nitritbakterien 275.
b. Assimilation der Nitro- und Sulfobakterien.
Assimilation der Kohlensäure durch Nitrobakterien 276.
Veratmung von organischer Substanz bei diesen 277.
Assimilation der Schwefelbakterien 277.
Empfindlichkeit der Nitrobakterien gegen organische Substanz 278.

c. Denitrifikation und Stickstoffbindung 280.
1. Denitrifikation 281.
2. Stickstoffbindung 282.
Clostridium Pasteurianum 282. Symbiose mit anderen Bakterien 283. Kultur 284. Andere Mikroorganismen, die angeblich Stickstoff binden 284.
Leguminosen 286. Symbiose mit B. radicicola 287. Stickstoffbindung 289.
d. Symbiose und Metabiose.
1. Fälle, die sich an die Leguminosen anschließen 290.
2. Mykorrhizen.
Endotrophe 291. Ektotrophe 293.
3. Flechten 295.
4. Metabiose. Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes in den Organismen 295.

Zweiter Teil.

Formwechsel.

I. Aufgaben der Entwicklungsphysiologie.

1. Erstes Beispiel: Entwicklung der Myxomyceten 299.
2. Zweites Beispiel: Entwicklung von Basidiobolus 300.
3. Drittes Beispiel: Die Blütenpflanzen.
Entwicklung 302. Differenzierung und Arbeitsteilung 303. Korrelationen 305.
Einfluß äußerer Faktoren auf die Entwicklung 306. Formale Bedingungen 306. Formative Erfolge 307.
4. Grundfragen der Biologie.
Mechanische Erklärung des Lebens 308.
Organismus und Mechanismus 309.
Stoff und Form 311.

II. Wachstum und Gestaltung unter konstanten äußeren Bedingungen.

a. Wachstum der Zelle 313.
1. Wachstum 313. Gestaltung 314.
2. Wachstum des Protoplasmas 314.
3. Wachstum und Gestaltung der Zellhaut 315.
Entstehung der Zellhaut 315.
Flächenwachstum 316. Mechanik 317. Apposition 318. Intussuszeption 321. Bedeutung der Turgordehnung 322.
Dickenwachstum 323.
Aufhören des Wachstums 325. Resumé 325.
4. Zellteilung 326.
Kernteilung (Mitose) 326.
Wandbildung 327. Anordnung der Wände 328. Amitose 329. Teilungsgröße 330.
b. Wachstum der ganzen Pflanze 331.
1. Somatophyten, Asomatophyten 332, embryonales Wachstum 332.
Lage und Tätigkeit des Vegetationspunktes 332.
Sproß 334 (Symmetrie 334, Form 336). Blatt 338. Wurzel 339.
Struktur des Vegetationspunktes 340.
Einfache Fälle 340. Zellanordnung am Sproßgipfel 341, bei der Entstehung des Blattes 342, der Wurzel 343.
Adventive Vegetationspunkte 346.
2. Streckungswachstum 348.
Längenwachstum. Zuwachsmessung 348. Wachstumsverteilung (Wurzel 350, Sproß 353, Blatt 355). Geschwindigkeit 357. Dauer 358.
Dickenwachstum 358.
3. Innere Ausgestaltung.
Herstellung der Form der Zelle 360. (Gewebespannung 361.) Zellmembran 361. Zellinhalt 362.

III. Einfluß der Außenwelt auf Wachstum und Gestaltung.

A. Die unbelebte Aufsenwelt.

Allgemeine Bemerkungen 363.
a. Temperatur 364.
Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit. Kardinalpunkte der Temperatur 364. Ultramaximum 365. Inframinimum 366.
Veränderung der Gestalt 366.
b. Licht. Kardinalpunkte 367.
1. Einfluß der Lichtintensität.
Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit 369.
Formative Einflüsse. Etiolement 370. Ursache 372. Bedeutung 373. Andere Erfolge 373. Form und Struktur 373. Korrelative Einflüsse 374. Farbe 375. Jugendformen 377.
2. Einfluß der Lichtrichtung auf Polarität und Symmetrie 378.
3. Einfluß der Lichtqualität 378.
c. Schwerkraft 380.
Massenbeschleunigung 380. Intensität 381. Richtung 381. Morphogene Erfolge 381, Einfluß auf das Wachstum 382.
d. Mechanische Einwirkungen 382.
e. Stoffliche Beeinflussungen 384.
Nährstoffmangel 384. Sauerstoff 385. Gifte 385. Chemische Reize 386. Wasser 386.

B. Fremde Organismen.

Konkurrenz 389.
Parasiten 390. Pilzgallen 390. Insektengallen 391.
Symbiose 396.

C. Teile des eignen Körpers.

Korrelationen 397.
a. Nachweis durch Beobachtung 398.
b. Nachweis durch Entfernung von Teilen 399.
Nächste Folge der Verwundung. Wundheilung 399.
Regeneration 400.
Verschiedene Arten der Ersatzbildung 400.
Polarität bei der Regeneration 402.
Qualitative Erfolge 403.
c. Funktionelle Anpassung 403.
d. Transplantation 405.
Transplantation in normaler Lage 406, in verkehrter Lage 406.
Transplantation auf andere Spezies 407, quantitative Erfolge 408, qualitative Erfolge 408.
e. Ursachen der Korrelationen.
Stoffliche Einflüsse 409. Beim Dickenwachstum 409. Bei der Regeneration 410.
Mechanische Einflüsse. Mechanische Theorie der Blattstellung 412.
Schluß: Die Ursachen der pflanzlichen Gestalt 413.

IV. Die Entwicklung der Pflanze unter dem Einfluß von inneren und äußeren Ursachen.

Erstes Kapitel.

Periodizität im vegetativen Leben.

a. Tätigkeit und Ruhe 416.
b. Tägliche Periodizität 418. Nachwirkung 419.
c. Jährliche Periodizität 419.
1. Im Längenwachstum.
Bäume. Blattbildung 420. Ursachen der Periodizität 422. Wurzelbildung 423.
Stauden 423. Tropenpflanzen 424.
Qualitative Aenderungen. Niederblätter 426. Hochblätter 427.

2. Im Dickenwachstum 428.
d. Periodizität in der Gesamtentwicklung 429.

Zweites Kapitel.

Periodizität in der Fortpflanzung.

Begriff der Fortpflanzung 431. Arten der Fortpflanzung 434.
a. Ursachen der Fortpflanzung bei niederen Pflanzen 435.
Beispiele 435. Allgemeine Resultate der Studien von KLEBS 436.
b. Die Fortpflanzung bei höheren Pflanzen 438.
Die Fortpflanzung der Farne.
Generationswechsel 438. Apogamie und Aposporie 439. Accessorische Fortpflanzungsorgane 439.
Die Fortpflanzung der Blütenpflanzen.
Generationswechsel 440. Accessorische Fortpflanzungsorgane 442.
Ursachen der Fortpflanzung.
Dauernd vegetatives Wachstum 443.
Ursachen der Blütenbildung 444.
Ursachen der Bildung von accessorischen Fortpflanzungsorganen 447.
c. Bedeutung der Fortpflanzung 447.
Bedeutung im allgemeinen 447.
Bedeutung der Befruchtung 448.
Aufhebung der Entwicklungshemmung durch Befruchtung 449.
Mangel an Nuclein im Ei 449. Mangel an Chromosomen 450. Mangel an Kinoplasma 451. Entwicklungsreize 451. Merogonie 453.
Befruchtung als Amphimixis 454.
Bastarde 455.
α) Herstellung 455. Aussehen 456. Eigenschaften 457.
β) Zweite Generation. Spaltung 458.
γ) Ihre Bedeutung für die Beurteilung der Befruchtung 459.

Drittes Kapitel.

Vererbung und Variation.

a. Vererbung.
Anlagen 460.
1. Vererbung bei Einzelligen 461.
2. Vererbung bei Vielzelligen 461. Idioplasma 462.
Idioplasma in der Zelle 462.
Idioplasma in der Gesamtpflanze 464.
Somatische und Keimzellen 464.
Verschwinden und Entstehen von Anlagen 466.
b. Entstehung der Arten.
Descendenztheorie 468. DARWINsche Theorie 469.
1. Selektion.
Leistung bei der Artbildung.
Begriff der Art 470. Artcharaktere 471. Anpassungs- und Organisationscharaktere 472.
Leistung bei der Anpassung 472.
2. Variation.
Fluktuierende Variation 473.
Anpassung 475. Anpassungsfähigkeit 475. Angepaßtsein 477. Vererbung von Anpassungen 478.
Mutation 480.

Dritter Teil.

Energiewechsel.

Erhaltung der Energie im Organismus 489.
Die Energieformen der Pflanze:
1. Wärme 491.
Wärmebildung 491. Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium und von äußeren Faktoren 492. Beziehung zur Atmung 493. Ursachen 493. Bedeutung 494.
2. Licht 495.

3. Elektrizität 495.
4. Mechanische Energie 497.
Quellen derselben 497.
Passive Bewegungen 499. Aktive Bewegungen und deren Einteilung 500.

I. Hygroskopische Bewegungen.

Formen der Bewegung 501.
a. Bewegungen durch Quellung.
1. Die Quellung 501.
2. Bewegungen durch Quellung und Schrumpfung 505.
Krümmungen durch verschiedene Quellbarkeit der Teile 506, durch Anordnung der Zellen 507, durch Schichtung der Zellwand 507, durch Streifung der Zellwand 508.
Windungen 509.
Torsionen 511.
Biologische Bedeutung dieser Bewegungen 511.
b. Bewegungen durch Kohäsion des Füllwassers.
Farnsporangien 512. Antheren 513.

II. Variations- und Nutationsbewegungen.

Osmotischer Druck: Höhe 516. Wirkung auf die Zellhaut 518. Bewegungen durch ihn 519.
Wachstum als Ursache von Bewegungen 520.
Arbeitsleistung bei solchen Bewegungen 520.

Erstes Kapitel.

Schleuderbewegungen.

Beispiele für Schleuderbewegungen 521.
Spannungen in der Einzelzelle 522, in Geweben 523.
Bedeutung des äußeren Anstoßes 526.
Autonome und paratonische Bewegung 526. Catasetum 527. Allgemeines über Reizbewegungen 528. Einteilung derselben 529.

Zweites Kapitel.

Paratonische Bewegungen.

A. Tropismen (Richtungsbewegungen).

a. Geotropismus 530.
1. Bei orthotropen Organen.
Nachweis 531, Verbreitung 532.
Die geotropische Krümmung. An der Wurzel 533. Am Stengel 535 (zerteilte Stengel 537). Nach Erlöschen des Längenwachstums 537.
Mechanik der Krümmung 538.
Bedeutung der Schwerkraft. Reizwirkung 539. Reizdauer 540. Intensität (542) und Richtung (542) der Schwerkraft.
Der Reizvorgang. Perzeption und Reaktion 544. Hypothesen über die Perzeption (Noll 545, Nemec und Haberlandt 547). Protoplasmabewegung 548. Chemische Vorgänge 548.
2. Bei plagiotropen Organen.
Radiäre 549.
Rhizome und Seitenwurzeln 550.
Umstimmung durch innere Einflüsse 551. Autotropismus 553.
Zweige der Bäume 554.
Umstimmung durch äußere Einflüsse 555.
Dorsiventrale 557.
Zweige 558. Blüten 559. Blätter mit Nutations- und Variationsbewegungen 560.
Windepflanzen 561.
Kreisende Bewegung 562. Winden 565.
b. Heliotropismus.
Aehnlichkeit mit Geotropismus 568.
1. Bei orthotropen Organen.
Positiver Heliotropismus 569.

Umstimmung zu negativem 570. Bedeutung der Lichtintensität 571. Lichtstimmung 572.
Verhalten in der Natur 573.
2. Bei plagiotropen Organen.
Blätter. Wachstumsbewegungen 573. Variationsbewegungen 575. Fixe Lichtlage 576.
Andere Organe 577.
3. Der Reizvorgang.
Trennung von Perzeptions- und Reaktionszone.
Gramineen 578. Malvaceen 580. Wurzel 581.
Der Perzeptionsvorgang 581.
Richtung oder Intensität des Lichtes 582. Reizschwelle 584. Präsentationszeit 585. Lichtqualität 585. Nächste Ursache der Lichtwirkung 585.
Die anderen Prozesse in der Reizkette 586.
c. Zusammenwirken von Geo- und Heliotropismus 587.
d. Andere Tropismen 590.
1. Thermotropismus 590.
2. Elektro- und Galvanotropismus 593.
3. Chemotropismus 594. Aerotropismus 597. Hydrotropismus 598. Substratrichtung 599.
4. Traumatotropismus 600.
5. Rheotropismus 600.

B. Nastien (Krümmungsbewegungen).

a. Haptotropismus (Uebergänge von Tropismen zu Nastien).
1. Die Ranken 601.
Erfolg eines vorübergehenden Kontakts.
Allseits- und einseitsreagierende Ranken 604.
Nähere Präzisierung des Kontaktreizes 604. Andere Reize 607.
Die Krümmung 607.
Die Umschlingung der Stütze.
Herstellung dauernder Windungen 609. Weitere Erfolge 610.
2. Blattranker, Wurzelkletterer, Cuscuta 611.
3. Drosera 612.
Habitus der Reizbewegung 612.
Reize und Reaktionen 613, direkte Reizung 613, zugeleitete Reize 614.
4. Temperaturreize bei haptotropischen Organen 616.
b. Nyktitropismus.
Paratonische Bewegungen 618.
Wachstumsbewegungen.
Blüten, die auf Temperatur- (618) und Lichtwechsel (620) reagieren.
Laubblätter 620.
Variationsbewegungen 621.
Mechanik 623. Einfluß der Schwerkraft 626.
2. Periodische Bewegungen 627.
Nachwirkungsbewegungen 627.
Entstehung der Periode 628.
Mechanik der periodischen Bewegungen 630.
c. Bewegungen nach Stoßreiz.
1. Mimosa 631.
Habitus und Bedeutung der Bewegung 632.
Vorgang im Gelenk 633. Wiederkehr der Reaktionsbefähigung 635.
Präzisierung des Stoßreizes 636. Andere Reize 636.
Reizleitung 637.
2. Die Staubfäden der Cynareen 640.
3. Andere Objekte 641.

C. Rückblick auf die paratonischen Bewegungen.

Einfluß der Außenwelt auf die Bewegungen.
Reize 643.
Auslösung in Mechanismen und Organismen 643.
Perzeption und Reaktion 645.
Formale Bedingungen 648.
Allgemeines 648. Art ihrer Wirkung 649.

Drittes Kapitel.

Autonome Bewegungen.

Durch innere Reize veranlaßt 650.
1. Autonome Variationsbewegungen 651.
2. Autonome Wachstumsbewegungen 652.
Rotierende Nutation 653.
Ephemere und periodische Nutation 653.
Hyponastie und Epinastie 654.
Torsionen und Windungen 654.

III. Lokomotorische Bewegungen.

Erstes Kapitel.

Autonome lokomotorische Bewegungen.

Vorkommen und Einteilung 656.
1. Schwimmbewegungen 656.
2. Kriechbewegungen 658.
Formen derselben: Amöboide Bewegung 658. Rotation und Zirkulation 661.
Ursachen der Bewegung 662.
3. Formale Bedingungen 664.

Zweites Kapitel.

Lokomotorische Richtungsbewegungen (Taxien).

a. Die Taxien freilebender Organismen 667.
1. Chemotaxis 668.
Bedeutung 668.
Farnspermatozoiden 668. Andere Organismen 671.
Strophische und apobatische Reaktion 671.
Perzeptionsvorgang 674.
2. Osmotaxis 674. Hydrotaxis 675. Rheotaxis 676.
3. Thermotaxis 676.
4. Phototaxis 676.
Positive und negative Reaktion 676. Lichtrichtung oder Lichtintensität 677. Apobatische Phototaxis 678.
5. Galvanotaxis 679.
6. Geotaxis 679.
b. Taxien des Protoplasmas und seiner Organe.
1. Phototaxis der Chloroplasten 680.
2. Traumatotaxis des Zellkerns 681.

I. Teil.

Stoffwechsel.

Vorlesung 1.

Einleitung.

Aufgaben der Physiologie. — Methoden. — Chemische Beschaffenheit und Struktur der Pflanze.

Das Wort des griechischen Philosophen *πάντα ῥεῖ* trifft in erster Linie für die Organismen zu; nur unter fortwährenden chemischen und physikalischen Veränderungen des Ganzen und seiner Teile kann sich ihr Leben abspielen. Unter den Veränderungen, die wir an lebenden Wesen bemerken, gibt es nun zunächst solche, die sich auch bei leblosen Naturkörpern finden. So werden, um einige Beispiele zu nennen, die Organismen durch die Wärme ausgedehnt, sie werden durch mechanische Einflüsse mehr oder minder elastisch deformiert etc. Derartige rein physikalische oder auch rein chemische Veränderungen interessieren den Physiologen nicht, oder doch nur in geringerem Maße; im Vordergrund des physiologischen Interesses stehen vielmehr solche Veränderungen, die für den Organismus charakteristisch sind, die ihn von leblosen Naturkörpern unterscheiden und die auch mit seinem Tode aufhören. Aufgabe der Physiologie ist es, diese Veränderungen festzustellen und womöglich auf bestimmte physikalische und chemische Ursachen zurückzuführen. Ihr letztes Endziel wäre: nicht nur die einzelnen Veränderungen in der Weise zu erklären, sondern auch die Gesamtheit der Veränderungen, also das Leben selbst, begreifen zu können. Dieses Ziel hat sie noch nirgends, weder im ganzen noch im einzelnen erreicht; ob sie es je erreichen wird, darüber sind die verschiedensten Ansichten — — optimistische und pessimistische — laut geworden, ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, die einen oder die anderen fest zu begründen. Der Reiz, den die Wissenschaft auf das menschliche Denken ausübt, liegt ja aber nicht in der raschen Erreichung des Endzieles, sondern in der wissenschaftlichen Arbeit selbst und damit mag es zusammenhängen, daß auch die Anhänger des „Ignorabimus“ das wissenschaftliche Forschen nicht längst aufgegeben haben.

Die für den lebenden Organismus charakteristischsten Veränderungen sind nun die folgenden:

1. Am leichtesten wahrzunehmen ist die fortgesetzte Veränderung der Form, die alle Organismen während ihres Lebens erfahren. Aus kleinen und meist auch einfachen Anfängen vergrößert sich der Orga-

nismus in gesetzmäßiger Weise; er wird dabei in der Regel komplizierter; er macht eine Entwicklung durch und erzeugt schließlich wieder Anfänge zu neuen Organismen, die ihrerseits die gleiche Entwicklung durchlaufen. Wir wollen diese Veränderungen als **Formwechsel** bezeichnen.

2. Nicht bei allen Organismen ohne weiteres wahrzunehmen sind dann die Veränderungen in der Lage, die Bewegungen, die das Ganze oder seine Teile vollziehen. Wir werden aber sehen, daß alle Organismen derartige Bewegungen ausführen, die natürlich nur unter Aufwand einer gewissen mechanischen Energie möglich sind. Wir werden weiter finden, daß die Lebewesen nicht nur mechanische Energie, sondern auch andere Energieformen, z. B. Licht, Wärme, Elektrizität aufwenden. Diese Energien müssen irgendwie in den Organismus gelangen und in ihm verändert werden. Es findet somit in dem Organismus ein **Energiewechsel** statt.

3. Bei den Tieren ist endlich die dritte Art von charakteristischen Veränderungen sehr bekannt; sie besteht in der Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung, in der Veränderung der aufgenommenen und in der Abgabe gewisser umgewandelter Stoffe, also in einem **Stoffwechsel.** Bei den Pflanzen findet ebenfalls ein Stoffwechsel statt, wenn er auch nicht ohne besondere Hilfsmittel zu bemerken ist.

Wir haben also im folgenden den Formwechsel, den Energiewechsel und den Stoffwechsel zu behandeln und werden mit dem Stoffwechsel beginnen. Allein es soll nicht unsere Aufgabe sein, eine Physiologie aller Organismen zu geben, sondern wir beschränken uns auf die Pflanzen. Wir wollen aber hervorheben, daß in den letzten Jahren die Grenzen zwischen der Physiologie der Pflanzen und der Physiologie der Tiere immer undeutlicher geworden sind, so daß man schon mit Erfolg an die Bearbeitung einer allgemeinen Physiologie hat gehen können (Verworn 1894).

Ehe wir zum ersten Hauptabschnitt, dem Stoffwechsel übergehen, dürften einige Worte über die **Methoden** der Pflanzenphysiologie am Platze sein; sie sind dieselben wie in der Physik und Chemie, oder doch nicht prinzipiell von jenen verschieden. Zur Feststellung der Veränderungen bedarf es immer einer möglichst sorgfältigen Beobachtung. Diese genügt aber fast nie, um auch die Ursachen der Veränderungen zu eruieren. Wir werden sehen, daß sich das Leben der Pflanze nur dann abspielt, wenn ein ganzer Komplex von Ursachen gegeben ist, und nur selten gelingt es, eine physiologische Beobachtung unter derartigen Umständen anzustellen, daß man mit Sicherheit sagen kann: die Veränderung in der Pflanze tritt nur dann und stets dann ein, wenn in der Umgebung der Pflanze eine einzige Veränderung stattgefunden hat; die letztere ist also die Ursache des Geschehens in der Pflanze. Meistens muß man künstlich dafür sorgen, daß nur ein einziger der vielen auf die Pflanze einwirkenden Faktoren verändert wird und Beobachtungen, die unter solchen Umständen ausgeführt werden, nennt man Experimente. Die Natur der Organismen bringt es aber mit sich, daß die Experimente in der Physiologie in engere Grenzen gebannt sind, als die der Physik und Chemie im allgemeinen. Ein rein physikalisches Experimentieren hat deshalb in der Pflanzenphysiologie nicht selten

zu ganz schweren Irrtümern geführt. Ein Beispiel mag das näher erläutern. Wenn ein Physiker einen dünnen Metalldraht, der am einen Ende befestigt ist und am anderen Ende einen Metallknopf trägt, im Sinne der Schwerewirkung dieses Knopfes gekrümmt findet, so wird er vermuten, die Krümmung des Drahtes sei durch das Gewicht des Knopfes bedingt, und er wird die Vermutung zur Tatsache erheben, wenn sich der Draht nach Entfernung des Knopfes gerade streckt. Die Stiele der Blütenknospen von Papaver sind nun derartig gekrümmt, daß man ihre Krümmung sehr wohl für die Wirkung der Schwere der Knospe halten könnte. Man hat daher auch dasselbe Experiment gemacht, wie es der Physiker an dem eben genannten Modell der Papaverblütenknospe unbedenklich machen darf, man hat die Knospe entfernt, und siehe da, der Stiel streckte sich gerade. Man schloß daraus, daß wirklich die Knospe ihren Stiel passiv herabziehe. Als aber Vöchting (1882) das Knospengewicht in anderer Weise aufhob, indem er es durch einen Zug nach oben hin äquilibrierte, da blieb der Stiel wie er war; und als schließlich der Zug nach oben noch bedeutend größer gewählt wurde als der Zug der Knospe nach unten war, da blieb der Stiel immer noch in seiner natürlichen Stellung. Wir müssen also aus alledem schließen: das Gewicht der Knospe spielt bei der Krümmung gar keine Rolle; entfernen wir aber die Knospe, so bewirkt dieser Eingriff die Geradstreckung des Stieles. Man muß also bei allen physiologischen Experimenten mit besonderer Vorsicht darauf bedacht sein, durch die näheren Bedingungen des Experimentes keine neuen Ursachen zu Veränderungen hervorzubringen.

Die Besprechung des Stoffwechsels setzt die Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Pflanze voraus. Mit dieser haben wir uns also zuerst zu beschäftigen.

Die qualitative Elementaranalyse weist uns eine relativ geringe Anzahl von Elementen im Pflanzenkörper nach. Wenn wir von denjenigen Elementen absehen, die nur bei einzelnen Pflanzen gefunden worden sind, oder die nur auftreten, wenn sie künstlich geboten werden, und wenn wir ferner diejenigen beiseite lassen, die in nur sehr geringer Menge aufzutreten pflegen, und für die Pflanze offenbar belanglos sind, so bleiben nur etwa die folgenden 13 übrig: H, O, Cl, S, N, P, Si, C, K, Na, Ca, Mg, Fe. Der Gewinn an wissenschaftlicher Einsicht, den diese Elementaranalyse liefert, ist aber ein sehr geringer.

Auch die quantitative Elementaranalyse gibt uns keinen tieferen Einblick; dennoch wollen wir Ebermayer (1882, S. 47) eine Tabelle entnehmen, die Aufschluß gibt, wie viel C, H, O, N und Asche in 100 Teilen bei 100° getrockneter Pflanzensubstanz enthalten sind.

	C	H	O	N	Asche
Weizenkörner	46,1	5,8	43,4	2,3	2,4
Haferkörner	**50,7**	**6,4**	36,7	2,2	4,0
Roggenstroh	49,9	5,6	40,6	**0,3**	3,6
Kartoffeln	44,0	5,8	**44,7**	1,5	4,0
Erbsen	46,5	6,2	40,0	4,2	3,1
Runkelrübenblätter	*38,1*	*5,1*	*30,8*	**4,5**	**21,5**

Ungleich wichtiger ist der Nachweis der einzelnen chemischen Verbindungen, die in der Pflanze vorkommen. Die Zahl solcher

„Pflanzenstoffe" ist aber eine so enorme, daß wir nicht daran denken können, sie aufzuzählen. Dabei sind die diesbezüglichen Studien noch lange nicht abgeschlossen; man wird mit der Zeit vielleicht in jeder Pflanzenspezies einen oder mehrere Stoffe finden, die nur bei ihr vorkommen; einstweilen kennt man schon viele Stoffe, die für bestimmte Gattungen, Familien etc. charakteristisch sind. Fast alle diese Körper sind aber Nebenprodukte des Stoffwechsels und haben deshalb von seiten der Physiologen bisher kaum Beachtung gefunden. Wenn wir von den anorganischen Verbindungen, die doch meistens von außen aufgenommen werden, und auch von den eben genannten organischen Stoffen, die von beschränkter Verbreitung sind, ganz absehen, so bleibt uns immer noch eine große Zahl von organischen Körpern, die in jeder Pflanze gefunden werden. Es sind das die Verbindungen des Kohlenstoffs mit einem oder mit mehreren der Elemente H, O, N, S, P. Es dürfte sich empfehlen, schon hier eine flüchtige Uebersicht der wichtigsten dieser Substanzen zu geben. In ihrer Klassifizierung halten wir uns dabei mehr an die Bedürfnisse des Physiologen als an die chemische Konstitution. An eine eingehende chemische Charakterisierung dieser Stoffe können wir hier nicht denken; in Einzelfällen wird eine solche später gegeben werden, im allgemeinen aber verweisen wir auf die chemischen und physiologisch-chemischen Handbücher. (Ebermayer 1882, Hammarsten 1899, Fürth 1903). Wir unterscheiden:

1. Organische Säuren. Viele derselben, wie die Oxalsäure, Aepfelsäure, Weinsäure und die Citronensäure zeigen schon durch ihren Namen an, daß sie zuerst in Pflanzen gefunden wurden; doch sind sie durchaus nicht etwa nur auf die Arten beschränkt, von denen sie den Namen erhalten haben. Auch die ersten Glieder der Fettsäuren: Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, sind häufig genug in der Pflanze nachzuweisen.

2. Als Fette werden die Glyceride der höheren Fettsäuren bezeichnet, insbesondere die der Palmitinsäure, Stearinsäure und Oleinsäure. Auch die Korksubstanz ist eine Glycerinverbindung von Fettsäuren (Korksäuren), und muß deshalb hier erwähnt werden. Ferner gehören die Wachsarten hierher; die meisten pflanzlichen Wachse sind echte Fette, also Glycerinester, einzelne aber sind Ester einwertiger Alkohole mit Fettsäuren. Und endlich führen wir noch die Lecithine und Cholesterine an, die manche Eigenschaften mit den Fetten gemeinsam haben, aber viel komplizierter gebaut sind.

3. Von Kohlehydraten nennen wir zunächst die Monosaccharide, die entweder sechs Kohlenstoffatome führen (Hexosen), wie Glukose (Dextrose), Mannose, Galaktose, Lävulose oder nur fünf (Pentosen), wie Xylose, Arabinose. Ein größeres Molekül haben die Disaccharide, die unter Wasseraufnahme leicht in zwei Moleküle von Hexosen zerfallen, z. B. der Rohrzucker in Dextrose und Lävulose, der Milchzucker in Dextrose und Galaktose, die Maltose in zwei Moleküle Dextrose. Die größten Moleküle haben endlich die Polysaccharide (Stärke, Cellulose), die in mehrere Moleküle von Hexosen und eventuell auch Pentosen zerspalten werden können.

4. Die Amidosubstanzen, d. h. Amidosäuren und Säureamide. Die Amidosäuren leiten sich von Fettsäuren ab, in denen ein H durch NH_2 ersetzt ist, z. B. Asparaginsäure = Amidobernstein-

säure; Leucin = Amidocapronsäure; Alanin = Amidopropionsäure (besonders mit Phenol vereinigt als Tyrosin auftretend). Die Säureamide entstehen durch Ersatz des OH im Karboxyl durch NH_2 (z. B. Asparagin = Amidobernsteinsäureamid; Glutamin = Glutaminsäureamid etc.).

5. Aetherische Oele nennt man die ölartigen, flüchtigen Stoffe, welche viele Pflanzengerüche bedingen. In chemischer Hinsicht können wir unterscheiden a) die Terpene, einfache Kohlenwasserstoffe, die z. B. im Terpentinöl, in den Oelen von Myrtaceen, Umbelliferen vorkommen. Außerdem gehört hierher der Kautschuk und die mit ihm verwandte aber durch O-gehalt ausgezeichnete Guttapercha; b) sauerstoffhaltige Körper: hierher der Kampfer und manche Labiatenöle; c) schwefelhaltige ätherische Oele bei Alliumarten und Cruciferen.

6. An die ätherischen Oele schließen wir die Harze an, die oft in ätherischen Oelen gelöst auftreten; chemisch lassen sie sich nicht leicht charakterisieren (Tschirch 1900).

7. Die Alkaloide sind stickstoffhaltige Pflanzenbasen und verdienen genannt zu werden, weil auf ihnen die giftige Wirkung zahlloser Pflanzen beruht. Ihre physiologische Bedeutung ist noch wenig bekannt.

8. Die Glykoside sind dadurch ausgezeichnet, daß sie leicht in Hexosen und verschiedene aromatische Stoffe zerlegt werden können. So zerfällt das stickstoffhaltige Amygdalin der bitteren Mandel in Glukose, Bittermandelöl und Blausäure und das stickstofffreie Salicin in Saligenin und Glukose. Auch viele als Gerbstoffe bezeichnete Körper schließen sich den Glykosiden an und liefern bei ihrer Zerspaltung neben Gallussäure einen Zucker oder den „aromatischen Zucker" Phloroglucin. Physiologisch werden uns diese Stoffe nur wenig beschäftigen.

9. Die Farbstoffe sind chemisch und physiologisch außerordentlich verschieden. Wir nennen hier als den wichtigsten nur das Chlorophyll.

10. Die Eiweißkörper sind die wichtigsten aber auch die kompliziertesten Bestandteile der Pflanzen; sie bestehen aus C, H, O, N, S und eventuell auch Phosphor.

Quantitative Analysen ganzer Pflanzen oder größerer Pflanzenteile liegen nur wenige vor. Sie sind meist an Nahrungsmitteln ausgeführt worden und sind für unsere Zwecke nicht sehr interessant, weil sie auf zu wenige Gruppen von Körpern Rücksicht nehmen. Wir geben indes doch eine kleine Tabelle von solchen Bestimmungen, die wir König (1882) entnehmen. (S. folgende Seite.)

Zu dieser Tabelle haben wir noch einige Bemerkungen zu machen (vgl. König 1897). In der ersten Kolonne ist der Wassergehalt angegeben. Man sieht, daß jeder Pflanzenteil Wasser enthält, daß dieses selbst bei den lufttrockenen Samen oft 12—15 Proz. des Frischgewichtes ausmacht, während bei lebenstätigen Pflanzen mindestens $^3/_4$ der ganzen Masse, meistens sogar beträchtlich mehr aus Wasser besteht. Das Maximum des Wassergehaltes, nämlich bis zu 98 Proz. treffen wir bei Wasserpflanzen (Algen). Ebenso belehrt uns die letzte Kolonne, daß auch Aschenbestandteile in keiner Pflanze ganz fehlen. Die beiden Kolonnen machen bei der Analyse natürlich keinerlei Schwierigkeit und sind physiologisch brauchbar. Wesentlich anders

verhält sich die Sache mit den Kolonnen II—V. Zur Berechnung der stickstoffhaltigen Pflanzensubstanz wurde der Stickstoff selbst bestimmt und die erhaltene Zahl mit 6,25 multipliziert, weil man erstens annahm, der Stickstoff komme nur im Eiweiß vor und weil man zweitens glaubte, dieses enthalte 16 Proz. Stickstoff. Beide Annahmen treffen durchaus nicht zu; das Eiweiß enthält 15—18 ½ Proz. N und außerdem kommt Stickstoff auch in Amidosubstanzen und anderwärts event. reichlich vor. Es hat demnach Kolonne II nur beschränkten Wert. Kolonne III gibt an, wieviel Substanz in Aether löslich ist; das sind aber nicht nur die Fette, sondern auch Wachs, Lecithin, Cholesterin, Kohlenwasserstoffe, Chlorophyll. Kolonne IV wird durch Abzug aller anderen Kolonnen von 100 als Rest erhalten; in ihr sind aber durchaus nicht nur Kohlehydrate sondern alle Stoffe enthalten, welche in verdünnter (1¼ proz.) Schwefelsäure und verdünnter Kalilauge (1¼ proz.) löslich sind, denn die Stoffe, welche diesen Reagentien Widerstand leisten bringt Kolonne V.

	Gehalt in Prozenten der frischen Substanz								
	I	II	III				IV	V	VI
	Wasser	stickstoffhaltige Substanz	Fett (Aetherauszug)	N-freie Extraktivstoffe				Holzfaser	Asche
				Zucker	Dextrin	Amyl.	total		
1. Weizen (Samen)	13,65	12,35	1,75	(1,44)	(2,38)	(64,09)	67,91	2,53	1,81
2. Roggen „	15,06	11,52	1,79				67,81	2,01	1,81
3. Vicia Faba „	14,76	24,27	1,61				49,01	7,09	3,26
4. Gelbe Lupine (Samen)	12,88	36,52	4,92				27,60	14,04	4,04
5. Kokosnuß [1])	5,81	8,88	67,00				12,44	4,06	1,81
6. Kartoffelknolle	75,48	1,95	0,15				20,69	0,75	0,98
7. Runkelrübe (Rübe)	87,71	1,09	0,11	6,53		2,73	9,26	0,98	0,95
8. Lauch (Blätter)	90,82	2,10	0,44	0,81		3,74	4,55	1,27	0,82
9. Kopfsalat (Blätt.)	94,33	1,41	0,31				2,19	0,73	1,03

Die quantitative chemische Analyse einer Pflanze, auch wenn sie noch ungemein viel detaillierter und genauer wäre, als die eben besprochenen, kann uns aber niemals einen befriedigenden Einblick in das chemische Getriebe der Pflanze geben, denn die Stoffe, die bei der Analyse in einem Destillierkolben vereinigt sind, befinden sich in der lebenden Pflanze an bestimmten Orten lokalisiert und können da vielfach in keiner Weise aufeinander reagieren. Ein Blick in das Mikroskop zeigt uns ja einen außerordentlich komplizierten Bau in der Pflanze. Nehmen wir eine höhere Pflanze zur Hand so finden wir jedes beliebige Organ aus zahllosen Bausteinen aufgebaut, die man Zellen nennt; betrachten wir eine mikroskopische Alge so entspricht ihr ganzer Körper eventuell nur einer einzigen solchen Zelle der höheren Pflanze. Würden wir aber viele Zellen einer einzelligen Alge aufsammeln und der chemischen Analyse unterwerfen, so würde diese keine prinzipiell anderen Resultate ergeben, als wir sie oben von kompliziert gebauten Pflanzenteilen bekamen. Es ist nun vom höchsten Interesse für uns zu sehen, aus welchen

[1]) Diese Angabe ist Wiesners „Rohstoffen des Pflanzenreiches", 2. Aufl., entnommen.

mikroskopisch unterscheidbaren Teilen eine Einzelzelle besteht und wie sich die verschiedenen oben unterschiedenen Pflanzenstoffe in ihr verteilen. Zu dem Zweck bedarf es neben der gewöhnlichen chemischen Analyse der sog. mikrochemischen Reaktionen, von deren Weiterentwicklung die Ausdehnung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete wesentlich abhängt. Auch jetzt schon sind wir in der Lage eine Anzahl von chemischen Verbindungen unter dem Mikroskop zu identifizieren. Es würde uns viel zu weit führen, wenn wir die mikrochemischen Reagentien und ihre Reaktionen hier aufzählen wollten — wir begnügen uns mit der Anführung der wichtigsten Resultate. Dabei können wir es nicht vermeiden auf morphologische Fragen einzugehen.

Als Typus einer Zelle betrachten wir die in Fig. 1 dargestellte Zelle von Draparnaldia glomerata, einer Alge des süßen Wassers. Diese Zelle ist ein zylindrisches Gebilde, an dem wir drei Hauptteile unterscheiden: 1. die Zellwand (m), die einen Hohlzylinder bildet und die Gestalt der ganzen Zelle bedingt; 2. einen weichen, zähflüssigen Körper, das Protoplasma (pl), das von innen her ringsum an die Zellmembran angepreßt ist und demnach einen geschlossenen Schlauch bildet; 3. den Zellsaft (die Vakuole, v), der den übrigen Binnenraum einnimmt. Während man nun an der Membran und im Zellsaft keine weiteren Strukturen wahrnimmt, treten solche im Protoplasma reichlich hervor. Zuerst unterscheidet man ein ringförmiges, am Rand unregelmäßig eingeschnittenes und grüngefärbtes Band, den Chloroplasten (ch). Sodann tritt uns ein kugeliger Körper entgegen, den man als Zellkern (n) bezeichnet; schließlich bleibt noch der Rest des Protoplasmas, das Cytoplasma übrig, eine farblose, durchsichtige Masse, die in der Natur am schwersten zu erkennen ist, in der aber sowohl der Chloroplast wie der Zellkern eingebettet ist.

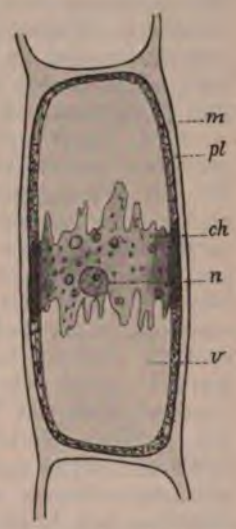


Fig. 1. Zelle von Draparnaldia glomerata. *m* Zellwand. *pl* Protoplasma. *ch* Chloroplast. *n* Zellkern. *v* Vakuole. Vergr. ca. 500.

Die aufgezählten Teile treten uns nun bei der Mehrzahl der Zellen in gleicher oder in ähnlicher Beschaffenheit entgegen. Am meisten Unterschiede treffen wir noch bezüglich des Chloroplasten an, der nur selten die gleiche Gestalt wie bei Draparnaldia hat, meistens viel einfacher gestaltet ist, häufig in Vielzahl in einer Zelle vorkommt, aber eventuell auch ganz fehlen kann. — Diese Teile beanspruchen eine sehr verschiedene Wichtigkeit. Zellsaft und Membran treten an Bedeutung hinter dem Protoplasma weit zurück; sie sind Produkte des Protoplasmas und es gibt auch Zellen, die vorübergehend oder dauernd nur aus Protoplasma bestehen. Das Protoplasma aber kann kurz als die lebende Substanz der Pflanze (und auch des Tieres) bezeichnet werden, denn nur in den Teilen der Pflanze, die Protoplasma enthalten, treten die charakteristischen Veränderungen auf, die wir als Aeußerung des Lebens betrachten. Demnach muß uns die chemische Beschaffenheit des Protoplasmas am

meisten interessieren, doch wollen wir zuvor noch einige Bemerkungen über die Chemie der Zellwand und des Zellsaftes machen.

Die Zellwand der lebenden Zelle ist kein chemisches Individuum. Sie enthält stets neben den Kohlehydraten, aus denen sie hauptsächlich besteht, noch Aschensubstanz und Wasser. Die Kohlehydrate, die sie aufbauen, sind Polysaccharide aus der Cellulosegruppe; nur selten dürfte es sich da um eine einzelne chemische Verbindung handeln, meistens wohl um ein Gemisch mehrerer, allerdings nahe verwandter Körper. Das nie fehlende Wasser aber ist nicht etwa in sichtbare Hohlräume der Zellwand eingelagert, sondern es findet sich als „Quellungswasser" oder „Imbibitionswasser" in feinster Verteilung zwischen den einzelnen kleinsten Teilchen der Wandsubstanz oder in ihnen. Wir können an dieser Stelle noch nicht im Detail den Quellungsprozeß studieren (Vorl. 32). Wir bemerken nur das folgende. Eine feste chemische Bindung zwischen Wandsubstanz und Wasser existiert nicht, denn wir können das imbibierte Wasser wenigstens teilweise durch mechanische Mittel auspressen oder an der Luft verdunsten lassen; im letzteren Fall gelingt es auch, den letzten Rest durch Erwärmen auszutreiben. Bringt man die ausgetrocknete Wand von neuem mit Wasser in Berührung, so wird dieses mit großer Gewalt aufgenommen und zwar in einer ganz bestimmten Menge, die übrigens von der Temperatur abhängt. Mit der Wasseraufnahme ist eine Volumzunahme verknüpft und zugleich eine Aenderung wichtiger mechanischer Eigenschaften des quellenden Körpers. So wie ein Stück Leim im trockenen Zustand hart und spröde, im gequollenen aber weich und biegsam ist, so verhält sich auch die Zellwand. Einen frischen Stengel von Cobaea scandens, einer bekannten Schlingpflanze, kann man um den Finger wickeln wie ein Seil, im ausgetrockneten Zustand aber ist derselbe Stengel spröde wie Glas. Es leuchtet ein, daß diese Aenderung der Eigenschaften der Zellwand durch Wassereinlagerung für die Pflanze von größter Wichtigkeit ist. — Die Aschenbestandteile der Zellwand mögen zum Teil in dem Quellungswasser gelöst sein, größtenteils aber müssen sie sich in fester Form und in feinster Verteilung zwischen den Kohlehydratpartikeln finden.

Der Zellsaft besteht seiner Hauptmasse nach gewöhnlich aus Wasser, in dem freilich stets eine große Menge von organischen und anorganischen Verbindungen gelöst sind, daneben fehlt es auch nicht an festen Körpern in ihm, die zumeist durch Ausfällung gelöster Stoffe entstanden sein dürften.

Im Protoplasma weist das Mikroskop eine hyaline Grundmasse nach, in welche die schon genannten besonderen Organe des Protoplasmas, Zellkern und Chloroplasten, außerdem aber auch eine Menge von bekannten und unbekannten kleinen Körnchen und Tröpfchen (Mikrosomen) eingeschlossen sind. Daß diese Grundmasse, das „Hyaloplasma", reichlich Wasser enthält, kann man schon aus den vielfach in ihr beobachteten Strömungserscheinungen entnehmen. In der Tat läßt sich denn auch das Wasser im Protoplasma leicht direkt nachweisen und wir wollen annehmen, daß es hier in ähnlicher Weise gebunden ist, wie in der Zellmembran; wir betrachten also, auch das Protoplasma als einen gequollenen Körper. Was dann die Grundsubstanz desselben betrifft, die vom Wasser durchtränkt wird, so lassen sich in ihr stets komplizierte stickstoff- und schwefelhaltige

organische Verbindungen (Eiweißkörper) nachweisen und man bezeichnete manchmal das Protoplasma geradezu als gelöstes Eiweiß. Da aber auch der Zellsaft gelöstes Eiweiß enthalten kann, und da das Eiweiß, wenn es aus der Pflanze isoliert ist, nichts mehr von seiner „Lebendigkeit" bemerken läßt, die doch gerade das Protoplasma interessant macht, so unterschied man zwischen totem und lebendem Eiweiß, und schrieb das letztere dem Protoplasma zu. Es war deshalb ein großes Verdienst, das sich Reinke und Rodewald (1881—83) erwarben, als sie ein möglichst reines Protoplasma chemisch genauer studierten. Sie wählten dazu die Plasmodien der Schleimpilze, d. h. nackte, nicht von Zellhaut umschlossene Protoplasmamassen. Diese bestehen zu drei Vierteln aus Wasser. In der lufttrockenen Substanz finden sich ferner noch rund 5 Proz. Wasser und 28 Proz. Calciumcarbonat. Da man beide Körper nicht als die spezifischen Träger der Lebenserscheinungen wird ansprechen können, so wollen wir von ihnen in der Folge absehen. In der übrigen Trockensubstanz fanden sich nun aber eine große Menge von chemischen Verbindungen, und es gelang nur zu einer ungefähren Schätzung, nicht zu einer gewichtsanalytischen Bestimmung derselben zu kommen. Diese Schätzung ist in der folgenden Tabelle resümiert (nach Reinke 1901, 232). Es fanden sich:

	ca.
1. Phosphorhaltige Eiweißkörper (Plastin und Nuklein)	40 Proz.
2. Phosphorfreie Eiweißkörper	15 „
3. Amidosubstanzen	1,5 „
4. Fette	12 „
5. Lezithin	0,3 „
6. Cholesterin	2 „
7. Kohlehydrate	12 „
8. Harz	1,5 „
9. Salze von org. und unorg. Säuren	7 „
10. Nicht bestimmte oder hier nicht aufgeführte Stoffe	9,7 „
	100 Proz.

Wenn wir oben hervorhoben, daß in der Pflanze ein Stoffwechsel stattfindet, eine Aufnahme von Körpern von außen, eine Umwandlung derselben in der Pflanze und endlich eine Ausgabe gewisser Stoffe, die bedeutungslos geworden sind, so müssen wir jetzt hinzufügen, daß dieser Stoffwechsel sich natürlich in erster Linie im Protoplasma vollzieht. Wir wissen deshalb bei der chemischen Analyse des Myxomycetenprotoplasmas nicht, was von den gefundenen Stoffen zum eigentlichen lebenstätigen Protoplasma gehört und was Stoffwechselprodukt ist. Reinke hat nun allerdings wahrscheinlich gemacht, daß die von ihm untersuchten Plasmodien, da sie eben im Begriff waren, in Fruchtbildung überzugehen, keine unveränderten von außen eben aufgenommenen Rohstoffe enthalten haben dürften. So gut aber, wie in den Samen einer höheren Pflanze, gewisse reichlich vorhandene Stoffe: Eiweiß, Fett und Kohlehydrate sicher nicht zum eigentlichen Protoplasma gerechnet werden können, sondern als leblose Materialien für den Aufbau der Keimpflanze deponiert sind, so müssen wir einen vielleicht großen Teil der von Reinke gefundenen Stoffe als solche sog. Reservestoffe betrachten. Es wäre aber durchaus willkürlich, irgend einen der gefundenen Körper, also z. B. gerade die an Menge dominierenden phosphorhaltigen Eiweißkörper als die wichtigsten oder gar als die alleinigen Protoplasmastoffe zu bezeichnen. Die Möglich-

keit liegt vor, daß das Protoplasma, die eigentlich lebende Substanz, stets und notwendig ein Gemisch vieler Stoffe ist; es könnte aber auch nur ein Stoff Träger des Lebens sein und manche Erfahrung, die wir später machen werden, läßt es nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß gerade dieser Stoff nur in ganz geringer Quantität vorhanden zu sein brauchte.

Aber da tritt eine neue Frage an uns heran. Muß denn das Leben gerade an bestimmte Stoffe gebunden sein, die wir als Träger des Lebens bezeichnen dürfen, oder kommt das Leben vielleicht durch eine bestimmte Anordnung der an sich leblosen Stoffe zustande? Man hat immer gern die Organismen mit Maschinen verglichen und in der Tat liegen zwischen beiden auffallende Analogien vor. Die Leistung der Maschine hängt ja aber nicht in erster Linie von der chemischen Beschaffenheit ihrer Teile, sondern von ihrem Bau, ihrer Anordnung ab. Ob wir eine Maschine aus Messing oder Stahl herstellen, das wird wohl die Dauer und die Präzision derselben beeinflussen, nicht aber die Art ihrer Tätigkeit. Es läßt sich nun nicht leugnen, daß die Annahme, es könnte auch im Organismus mehr auf die Anordnung der kleinsten Teile, als auf ihre stoffliche Beschaffenheit ankommen, manches Verlockende hat.

Ernst Brücke (1861) gebührt wohl das Verdienst, zum erstenmal mit Nachdruck eine feinere Struktur im Protoplasma als Ursache seiner Lebensäußerungen gefordert zu haben. Er schrieb im Jahre 1861 (S. 386): „Von den organischen Substanzen, welche in die Zusammensetzung der Zelle eingehen, wissen wir, daß die Struktur ihres Moleküls schon eine sehr komplizierte ist. . . . Aber wir können uns mit einer solchen, wenn auch komplizierten Molekularstruktur für die Zelle nicht begnügen. Wir können uns keine lebende vegetierende Zelle denken, mit homogenem Kern . . . und einer bloßen Eiweißlösung als Inhalt, denn wir nehmen diejenigen Erscheinungen, welche Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweiß als solchem durchaus nicht wahr. Wir müssen deshalb der lebenden Zelle, abgesehen von der Molekularstruktur der organischen Verbindungen, welche sie enthält, noch eine andere und in anderer Weise komplizierte Struktur zuschreiben, und diese ist es, welche wir mit dem Namen Organisation bezeichnen."

Diese Organisation galt es nun nachzuweisen und in diesem Bestreben verwandte man die neueren starken und stärksten Objektive für die mikroskopische Erforschung der Plasmastruktur. Dabei ist freilich die Forschung, wie namentlich A. Fischer (1899) zeigte, vielfach auf Abwege geraten, wenn sie die Struktur des lebenden Protoplasmas finden wollte und das tote Plasma studierte; denn wenn auch die Abtötung noch so sorgfältig erfolgte und angeblich unter Fixierung der natürlichen Strukturen, so hat man in Wirklichkeit doch sehr häufig künstlich erzeugte Fällungen für wichtige Eigentümlichkeiten des Protoplasmas gehalten. Und wenn so nach Ansicht mancher Autoren das Protoplasma aus kleinen Körnchen (Granula), nach der anderer aus Fäden oder zu netzigen Gerüsten verbundenen Fibrillen bestehen soll, so müssen wir allen diesen Protoplasmatheorien den Vorwurf machen, daß sie am toten und gefärbten Präparat, nicht am lebenden Protoplasma gewonnen sind. Dieser Vorwurf gilt nicht für Bütschlis (1892) Theorie von der Wabenstruktur des Protoplasmas, denn es ist zweifellos in manchen Fällen gelungen, im lebenden

Protoplasma denselben Bau aufzufinden wie in einer schäumenden Flüssigkeit; ob aber dann nur die Wände der einzelnen, an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Waben, oder ob auch ihr Inhalt als Protoplasma zu bezeichnen ist, das wissen wir nicht. Auch scheint uns ebenso sicher zu sein, daß in anderen Fällen eine Wabenstruktur im lebenden Protoplasma nicht nachzuweisen ist und wir werden wohl die von Berthold (1886) und Fischer (1899) vertretene Ansicht, wonach der Bau des Protoplasmas kein einheitlicher und kein dauernd gleicher sei, als die unserem gegenwärtigen Wissen am meisten adäquate bezeichnen dürfen. Aber wenn auch ganz allgemein dem lebenden Protoplasma eine Wabenstruktur im Sinne Bütschlis zukäme, so wäre für unsere Hauptfrage selbst wenig gewonnen; verdanken wir doch Bütschli selbst (1898) den Nachweis, daß diese Struktur auch anderwärts, bei leblosen Gebilden, vorkommt und somit nicht als „Lebensstruktur" gedeutet werden kann.

Es ist also bis zum heutigen Tage die „Organisation" des Protoplasmas nicht aufgeklärt, und dennoch haben die Studien, die in dieser Richtung ausgeführt worden sind, den allergrößten Einfluß auf unsere Vorstellungen vom Wesen des Protoplasmas ausgeübt. Niemand zweifelt heute mehr daran, daß das Protoplasma eine komplizierte Struktur habe, ja wir können uns das Protoplasma überhaupt gar nicht mehr als eine homogene Lösung vorstellen. Die gleiche oder auch nur eine ähnliche Struktur, wie in einer Maschine, auch beim Protoplasma anzutreffen, hat ja wohl niemand erwartet, der Vergleich mit der Maschine darf also offenbar nicht sehr ins Detail geführt werden. Wegen der Vielseitigkeit der Leistung und wegen des Ueberwiegens der chemischen Vorgänge vor den mechanischen im Protoplasma ist es vielleicht überhaupt zweckmäßiger einen Vergleich mit einer chemischen Fabrik, anstatt mit einer einzelnen Maschine anzustellen. In einer Fabrik werden eventuell im gleichen Raum vielerlei chemische Verwandlungen ausgeführt; viele derselben müssen aber von anderen streng getrennt werden, wenn anders das gewünschte Resultat erzielt werden soll. So finden auch im Raum einer Zelle im Protoplasma Oxydation und Reduktion, Aufbau und Abbau statt und schon aus diesem Grund muß das Protoplasma eine Organisation haben, es müssen einander widerstreitende Reaktionen isoliert sein. Daß gerade in diesem Sinn eine Wabenstruktur große Bedeutung haben kann, hat Fr. Hofmeister (1901) betont. Jeder einzelne der unzähligen Wabenräume könnte dann als ein durch die Wabenwand dauernd oder vorübergehend nach außen abgeschlossener Rezipient betrachtet werden; auf dem Raume eines Kubikμ könnten die heterogensten Reaktionen eintreten. Und so dürfte es die Aufgabe der Zukunft sein, weder die stoffliche Beschaffenheit noch die Organisation des Protoplasmas einseitig zu betonen, sondern unter Anerkennung beider weitere Fortschritte auf diesem schwierigen Gebiete anzubahnen. Wir möchten aber noch ausdrücklich hervorheben, daß das Fiasko der rein chemischen Untersuchung des Protoplasmas durchaus nicht beweist, daß chemische Besonderheiten keine Rolle im Protoplasma spielen. Daß wir bisher eine lebendige chemische Verbindung, oder ein lebendiges Gemisch von chemischen Verbindungen nicht gefunden haben, ist ja selbstverständlich, denn das erste, was der physiologische Chemiker mit der lebenden Substanz vornimmt, die er analysieren will, ist doch, daß er sie abtötet. Die Erfahrungen der physiologischen Chemie

haben zur Genüge gezeigt, daß es sich bei den Eiweißkörpern nicht nur um sehr komplizierte sondern auch um sehr empfindliche, sehr labile Substanzen handelt, die schon durch anscheinend ganz geringfügige Einflüsse dauernd verändert werden. Man kann kaum daran zweifeln, daß die sichtbaren Veränderungen, die im Protoplasma z. B. durch leichten Druck erzielt werden und die zu lokalem oder totalem Absterben führen, nicht nur auf Veränderung der Organisation, sondern auch auf chemischen Umsetzungen beruhen, die irreparabel sind. Chemische Veränderungen können schon eintreten, wenn Wasser zu einem Protoplasmateilchen hinzutritt, das bisher von Salzlösung umgeben war und sie werden mit größter Sicherheit zu erwarten sein, wenn die Inhalte etwa zweier Waben oder zweier Vakuolen, die vorher getrennt waren, sich vereinigen. Reinke (1901) sagt: „Wenn man eine noch rein protoplasmatische Fruchtkörperanlage (eines Myxomyceten) in einer Porzellanschale nur wenig mit der Mörserkeule verreibt, wobei die Substanz doch quantitativ und aller Wahrscheinlichkeit nach auch chemisch ungeändert bleibt, so ist die Organisation unwiederbringlich zerstört und die nachfolgende Differenzierung (= die Ausbildung des Fruchtkörpers) unterbleibt. Man ist also imstande, ohne chemischen Eingriff irgendwelcher Art das Protoplasma mit der Mörserkeule zu töten." Dieser Ansicht können wir also durchaus nicht beistimmen, wir sind überzeugt, daß das Verreiben im Mörser auf die in der oben mitgeteilten Analyse untersuchten Körpergruppen allerdings ohne Einfluß gewesen sein dürfte, aber die eigentlichen Eiweiße und die Phosphorproteide dürften doch stark modifiziert worden sein.

Die Ausführungen über Chemie und Struktur des Protoplasmas gelten für das Gesamtprotoplasma, also ebensowohl für das Cytoplasma wie für das Protoplasma des Kernes und der Chloroplasten. Denn auch Kern und Chromatophoren sind lebendige Glieder der Pflanze, sind Organe des Protoplasmas. In chemischer Hinsicht sind aber neben vielen Uebereinstimmungen auch schon manche Differenzen namentlich zwischen dem Cytoplasma und dem Karyoplasma aufgefunden worden. Wir führen diese nicht an, weil sie bis jetzt für die Physiologie noch keine Bedeutung gewonnen haben. Aus demselben Grunde besprechen wir auch die Ergebnisse der Chemie der Eiweißkörper hier nicht. Daß diese Resultate bald mehr als bisher physiologische Verwertung finden, ist sehr zu hoffen.

So hat uns schon der erste Versuch einen Einblick in den chemischen Aufbau der Pflanzen zu gewinnen, mitten hinein in die schwierigsten Fragen geführt, bei denen wir abbrechen müssen, ohne eine irgendwie befriedigende Antwort geben zu können. Die chemische Untersuchung einer beliebigen Pflanze lehrt uns aber trotzdem manches Wichtige; vor allem sehen wir, daß die Pflanze aus Elementen aufgebaut ist, die sich auch in ihrer Umgebung in Erde, Wasser, Luft vorfinden; wir sehen zweitens, daß diese Elemente in der Pflanze zu komplizierteren Verbindungen zusammengetreten sind, als in ihrer anorganischen Umgebung. Wir haben auch schon vorausgreifend bemerkt, daß die Pflanze ihre Stoffe aus der Umgebung aufnimmt und in ihrem Inneren verwandelt. Mit der Stoffaufnahme werden wir uns nun zunächst genauer bekannt machen müssen.

Literatur zu Vorlesung 1.

Berthold, G. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
Brücke, E. 1861. Die Elementarorganismen. Sitzber. Wien. Akad. Math.-nat. Kl. 44, Abt. II S. 381 (Ostwalds Klassiker Nr. 95. Leipzig 1898).
Bütschli. 1882. Unters. über die mikrosk. Schäume u. d. Protoplasma, Leipzig.
— 1898. Untersuchungen über Strukturen etc. Leipzig.
Ebermayer. 1882. Physiologische Chemie d. Pflanzen. I, Berlin.
Fischer, A. 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
Fürth, R. v. 1903. Vgl. Chemische Physiologie d. niederen Tiere. Jena.
Hammarsten. 1899. Lehrbuch der Physiologischen Chemie, 4. Aufl. Wiesbaden.
Hofmeister, F. 1901. Die chemische Organisation der Zelle. Braunschweig.
König. 1882. Zusammensetzung der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel, 2. Aufl., I. Bd. Berlin 1882.
— 1887. Landwirtsch. Versuchsstationen, 48, 81.
Reinke u. Rodewald. 1881. Unters. aus d. botan. Laborat. Göttingen 2, 1.
Reinke. 1881. ibid. 2, 79.
— 1883. ibid. 3, 1.
— 1901. Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.
Tschirch. 1900. Die Harze und die Harzbehälter. Berlin.
Verworn, M. 1894. Allgemeine Physiologie, 3. Aufl. Jena 1901.
Voechting, H. 1882. Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn.

Vorlesung 2.

Die osmotischen Eigenschaften der Zelle.

Zur Untersuchung der Art und Weise der Stoffaufnahme gehen wir von der Betrachtung der Einzelzelle aus. Wenn diese nackt ist, wie z. B. bei den Myxomyceten, so kann sie auch feste Körper umfließen und damit ins Innere aufnehmen; in der großen Mehrzahl der Fälle aber macht die starre Zellhaut das Eindringen fester Körper ganz unmöglich und die Pflanze ist auf flüssige, bezw. gelöste Nahrung angewiesen. In der Natur handelt es sich fast ausschließlich um die Aufnahme von Wasser und von im Wasser gelösten Substanzen. Daß nun das Wasser sowohl in die Zellmembran wie in das Protoplasma eindringen kann, ist ohne weiteres klar, da ja beide, wie wir sahen, quellungsfähig sind. Eine andere Frage ist die nach der Aufnahme der gelösten Körper; diese ist nicht ohne weiteres selbstverständlich, und tatsächlich können auch nicht alle wasserlöslichen Substanzen ins Innere der Zelle gelangen. Wenn wir fragen, ob das an den Eigenschaften der Zellwand oder des Protoplasmas liegt, so müssen wir uns zunächst die physikalischen Gesetze der Diffusion und der Osmose ins Gedächtnis zurückrufen, denn in diese Kategorie von Erscheinungen haben wir die Vorgänge bei der Stoffaufnahme der Zellen einzureihen.

Es ist bekannt, daß zwei miteinander mischbare Flüssigkeiten oder Lösungen, z. B. Alkohol und Wasser oder Wasser und wässrige Kupfervitriollösung, wenn sie vorsichtig in einem hohen Glaszylinder übereinandergeschichtet werden, zunächst zwei deutlich voneinander getrennte Massen darstellen. Bald aber schwindet die scharfe Grenzlinie

zwischen beiden, indem Kupfervitriolmoleküle in das Wasser und umgekehrt Wasser moleküle in die Kupfervitriollösung zu wandern beginnen. Diese unter dem Namen Diffusion bekannte Stoffwanderung geht so lange, bis eine völlige Vermischung stattgefunden hat, bis also die Flüssigkeitsmasse eine einheitliche geworden ist, überall die gleiche Konzentration hat. Wenn nun aber die Diffusion sich an zwei Flüssigkeiten vollzieht, die nicht frei an einander grenzen, sondern von einer porösen Wand getrennt sind, so wird dadurch unter Umständen manches an dem Prozeß geändert und man spricht von Osmose. Wählen wir wieder Wasser und wässrige Kupfersulfatlösung als Flüssigkeiten; bringen wir diese in den Schenkeln einer U-förmig gebogenen Glasröhre unter und trennen sie durch eine Scheidewand (s Fig. 2) aus Ton, tierischer Blase, Pergamentpapier, so fällt sofort auf, daß die beiden Flüssigkeiten nicht mit gleicher Geschwindigkeit durch diese Wand hindurch können, vielmehr das Wasser in größeren Mengen zum Kupfersulfat eindringt, als umgekehrt dieses zum Wasser. Die Folge muß natürlich eine Zunahme der Flüssigkeit auf der Kupfervitriolseite sein; das Flüssigkeitsniveau steigt also hier in gleichem Maße als es auf der Gegenseite sinkt. Dasselbe Resultat würden wir bei Verwendung beliebiger anderer Salze oder von Alkohol an Stelle des Kupfervitriols erhalten. Daß aber das Resultat wesentlich von der Beschaffenheit der trennenden Membran abhängt, das zeigt ein Versuch mit einer dünnen Kautschukhaut zwischen Alkohol und Wasser; in diesem Falle geht mehr Alkohol als Wasser durch die Wand durch. Das Endresultat aller solcher Versuche ist aber, so lange die trennende Wand permeabel für beide Körper ist, immer eine völlige Vermischung, so daß also auf beiden Seiten der trennenden Wand gleiche Konzentration herrscht. Die Zellmembran verhält sich nun ähnlich wie Pergamentpapier oder tierische Blase, sie setzt also dem Durchdringen von Wasser einen geringeren Widerstand entgegen, als dem der Salzlösungen; mit der Zeit vermögen aber doch auch die Salze durch sie zu passieren und nur für hochmolekulare Körper wie Gummi, Eiweiß etc. ist die Zellhaut sehr schwer oder gar nicht permeabel.

Fig. 2.

Die osmotischen Eigenschaften des Protoplasmas weichen dagegen im wichtigsten Punkt von denen der Zellhaut ab und stimmen mit denen überein, die man an den sog. semipermeablen Membranen beobachtet hat. Diese sind nämlich für gewisse Stoffe, z. B. für viele Salze, Zucker, vollkommen impermeabel, während sie von Wasser leicht durchdrungen werden. Setzt man also eine solche semipermeable Membran an Stelle der Wand im Versuch Fig. 2, so tritt zwar das Wasser zum Kupfervitriol, aber keine Spur von diesem zum Wasser. Es kann also unter diesen Umständen auch nie zu einer endlichen gleichmäßigen Vermischung beider Flüssigkeiten kommen, es bleibt immer eine einseitige Ansammlung des einen Stoffes bestehen. Semipermeable Membranen treffen wir nun zunächst einmal in den sog. „Niederschlagsmembranen", die bei der Berührung wässeriger Lösungen z. B. von Ferrocyankalium und Kupfervitriol oder von Tannin und Leim entstehen. Die auftretenden Fällungen, der „gerbsaure Leim" und das Ferrocyankupfer lassen sich aber nicht wohl in Form von Häuten

gewinnen, die an Stelle der Scheidewand in Fig. 2 eingesetzt werden könnten und selbst wenn das gelänge, so ist doch eine solche Wand derartig zerbrechlich, daß sie zum Experimentieren völlig ungeeignet wäre. Deshalb hat W. Pfeffer (1877) in seinen grundlegenden Untersuchungen auf diesem Gebiete die Niederschlagsmembran von Ferrocyankupfer in die Wand oder an die Wand einer porösen Tonzelle von der Form gelagert, wie sie beim Daniellschen Element Verwendung findet. Dadurch gewinnt die Niederschlagsmembran große Festigkeit und der ganze Versuch nimmt die Gestalt unserer Fig. 3 an. Füllt man dann ins Innere der Tonzelle etwa eine 10proz. Lösung von Rohrzucker, für den die Ferrocyankupfermembran impermeabel ist und stellt die Tonzelle in Wasser, so strömt letzteres in sie ein und die verdünnte Zuckerlösung fängt an in dem Rohr *R* zu steigen. Sperren wir aber dieses Rohr mit Quecksilber *Qu* in der U-förmig gebogenen Röhre ab, so zeigt sich bald, daß der Wassereintritt mit solcher Gewalt erfolgt, daß er dem Gegendruck einer hohen Quecksilbersäule Stand hält. Die Erklärung für diesen Druck wird gewöhnlich in der Anziehung gesucht, die zwischen den Zuckermolekülen in der Tonzelle und den Wassermolekülen der Umgebung besteht. Dieser Anziehung vermag nur das Wasser Folge zu leisten, es strömt also in die Tonzelle ein; der Zucker aber kann nicht heraus, weil für ihn die Niederschlagsmembran impermeabel ist. Ein Maß für die Größe der Anziehung gewinnt man, wenn man nach Herstellung eines stationären Zustandes, die Höhe der Quecksilbersäule mißt, die dem einströmenden Wasser das Gegengewicht hält.

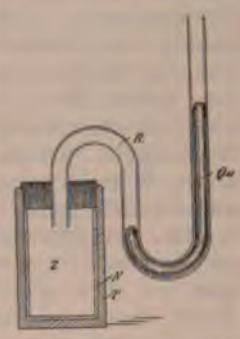


Fig. 3. Pfeffersche osmotische Zelle. *T* Tonzelle. *N* Niederschlagsmembran. *Z* Zuckerlösung. *R* Manometerrohr, bei *Qu* mit Quecksilber gefüllt.

Die Pfeffersche osmotische Zelle hat nun mit einer Pflanzenzelle eine große Aehnlichkeit und diese wird eine vollkommene, wenn wir — wie das die Fig. 3 darstellt — die Niederschlagsmembran der Tonwand innen anlagern, was für viele Versuche unbeschadet der Festigkeit der Membran möglich ist. Es entspricht dann der Füllung der Tonzelle der Zellsaft, der ja in der Tat aus Rohrzucker bestehen kann; das Protoplasma wird durch die Ferrocyankupfermembran vertreten und die Zellwand durch den Ton. Wird also z. B. die Zelle einer Alge (Fig. 1) in Wasser gebracht, so strömt dieses durch Zellhaut und Protoplasma in die Vakuole und wenn wir ein Steigrohr mit Manometer an der Zelle anbringen könnten, so müßten wir auch den Druck, unter welchem das Zellinnere steht, feststellen können. Daß ein solcher Druck existiert, kann man aber auch auf andere Weise leicht nachweisen. Der Druck bewirkt nämlich eine Dehnung der elastischen Zellhaut und wenn wir ihn etwa durch einen Einstich in die Zelle aufheben, so sehen wir die Zellwand in vielen Fällen sich beträchtlich verkürzen. Das Protoplasma wird durch diesen Druck, den wir als osmotischen Druck oder Turgordruck bezeichnen, fest an die Membran angepreßt; ohne ein solche Widerlage würde es dem Druck so wenig gewachsen sein, wie die Ferrocyankupfermembran ohne die Tonzelle.

Da das Protoplasma aber seiner Konsistenz nach weit von den

Niederschlagsmembranen aus gerbsaurem Leim oder aus Ferrocyankupfer abweicht und viel mehr einer Flüssigkeit als einem festen Körper gleicht, so ist es von großem Interesse zu konstatieren, daß auch echte Flüssigkeiten die Eigenschaften der Semipermeabilität besitzen können. So ist z. B. Wasser für Aether durchlässig, für Benzol nicht, und wenn eine Wasserschicht in eine Membran eingelagert wird, die einerseits an reinen Aether, andererseits an Benzol angrenzt, so sind die Bedingungen für die Entstehung eines osmotischen Ueberdruckes auf der Benzolseite gegeben (Nernst 1890).

Wenn wir untersuchen wollen, für welche Stoffe das Protoplasma permeabel ist und für welche nicht, so können wir entweder zu bestimmen versuchen, welche Stoffe aus dem Zellsaft nach außen diffundieren (Exosmose) oder welche von außen nach innen diffundieren (Endosmose). — Nun kennen wir wenigstens in einigen Fällen den Inhalt der Vakuole genau genug, um eine eventuelle Exosmose aus ihr sicher feststellen zu können. So wissen wir z. B., daß die Zellen der Zuckerrübe außerordentlich reich an Rohrzucker sind, an einem Stoff also, der der chemischen Untersuchung auch in kleinen Spuren nicht entgehen kann. Als nun de Vries (1877) dicke Schnitte aus der Zuckerrübe, an denen alle Reste des aus angeschnittenen Zellen stammenden Zuckers sorgfältig weggewaschen waren, in Wasser legte, konnte er zeigen, daß selbst nach 14 Tagen kein Zucker aus ihnen heraus diffundiert war. Nimmt man zu dem gleichen Versuch statt der weißen die rote Rübe, so findet man, daß auch für den roten, im Zellsaft gelösten Farbstoff das Protoplasma ebenso impermeabel ist, wie für den Rohrzucker. In bestimmten Zellen (Nektarien: Vorl. 5, Wurzelhaare: Vorl. 8, Endospermzellen: Vorl. 13, 14) hat man aber tatsächlich durch Exosmose die Permeabilität des Protoplasmas für mancherlei Stoffe nachgewiesen, so für Zucker, Asparagin, Pepton, Eiweiß. In anderen Fällen muß man wenigstens Exosmose *annehmen*, ohne im näheren die exosmierenden Stoffe zu kennen. Wenn man z. B. Bakterien, die zu ihrer Ernährung organischer Substanz bedürfen, auf grünen Algen aufsitzend wachsen sieht, wird man vermuten dürfen, daß sie ihre Nahrung durch Exosmose aus der Algenzelle erhalten. Daß die Samen von Lathraea und Orobanche nur in der Nähe ihrer Wirtpflanze keimen, kann man sich kaum anders erklären, als wenn man das Exosmieren bestimmter Substanzen aus dieser annimmt. Im *allgemeinen* aber findet man, wie de Vries bei der Rübe, *keine* Exosmose des Vakuoleninhaltes.

Zu einer allseitigen Kenntnis von der Permeabilität des Protoplasmas gelangen wir aber durch das Studium der *Exosmose* überhaupt nicht, weil wir ja auf die zufällig in der Vakuole vorkommenden Körper beschränkt sind und weil wir diese außerdem nur selten genau kennen. Studieren wir dagegen die *Endosmose*, so sind wir zwar in der Wahl des Körpers, die wir an die Zelle herantreten lassen, unbeschränkt, allein ob wir zu Resultaten kommen oder nicht, hängt doch lediglich davon ab, ob wir bestimmte Kriterien für die Aufnahme oder die Nichtaufnahme finden. Ein solches Kriterium und zwar zunächst einmal für die *Impermeabilität* des Protoplasmas liefert uns nun die Plasmolyse, eine Erscheinung, mit der uns zuerst Nägeli (1855) bekannt gemacht hat, und die dann durch Arbeiten von de Vries (1877) und Pfeffer (1877) in einer so hervorragenden Weise

klar gelegt worden ist, daß sie zurzeit nicht nur eines der beststudierten Phänomene der Pflanzenphysiologie ist, sondern auch, weit über die Fachwissenschaft hinausgreifend, das größte Interesse für die Lehren der allgemeinen Chemie gewonnen hat.

Wir gehen am besten wieder von der Betrachtung einer Algenzelle aus, und nehmen an, der Inhalt ihrer Vakuolenflüssigkeit sei uns bekannt, er sei z. B. eine 10proz. Rohrzuckerlösung. Was geschieht, wenn diese Zelle in reines Wasser gebracht wird, das haben wir schon gesehen. Jetzt untersuchen wir, wie sich die Zelle verhält, wenn wir sie in eine Lösung von Rohrzucker bringen, die indes zunächst einmal weniger konzentriert sein soll als der Zellsaft. Einer solchen Zuckerlösung wird offenbar die Vakuole weniger Flüssigkeit entziehen können als reinem Wasser, und zwar umsoweniger, je konzentrierter wir sie nehmen. Wenn der Fall eintritt, daß innerhalb und außerhalb des Protoplasmas gleich konzentrierte Lösungen sind, dann vermag die Zelle gar kein Wasser mehr aus der Umgebung aufzunehmen, und wenn gar die Konzentration außerhalb stärker wird als die der Vakuole, dann wird der Vakuole Wasser entzogen und sie muß sich verkleinern. Dabei verhalten sich aber die Zellmembran und der Protoplasmaschlauch entsprechend ihren Eigenschaften ganz verschieden. Das Protoplasma folgt andauernd der sich verkleinernden Vakuole; die starre Zellmembran dagegen vermag dem Plasma nur insoweit zu folgen, als sie vorher durch den osmotischen Druck gedehnt war. Ist sie span-

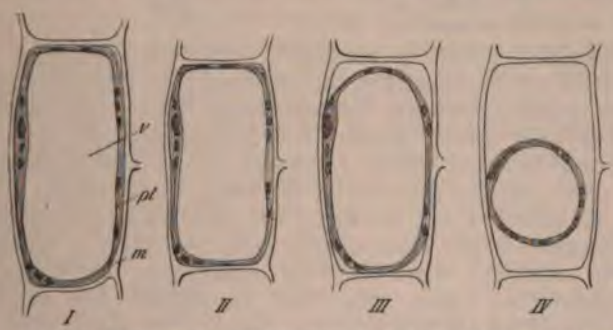


Fig. 4. Junge Zelle aus dem Rindenparenchym des Blütenstiels von Cephalaria leucantha. *m* Zellhaut. *pl* Protoplasma. *v* Vakuole. I. in Wasser. II. in 4proz. Salpeterlösung. III. in 6proz. Salpeterlösung. IV. in 10proz. Salpeterlösung. (Nach de Vries 1877.)

nungslos geworden (Fig. 4, II), so kann sie sich nicht weiter verkürzen und dann muß es zur Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand, zur „Plasmolyse“ kommen, die (Fig. 4, III) in den Ecken der Zelle beginnt und schließlich dahin führt, daß der Protoplasmaschlauch als Ellipsoid oder Kugel frei im Innern des Zellgehäuses liegt (Fig. 4, IV). Hat man die plasmolysierende Lösung mit einem passenden Farbstoff z. B. Indigokarmin, Anilinblau gefärbt, dann sieht man, daß sie durch die Zellwand durchgegangen ist und den Raum zwischen der Wand und Vakuole ausfüllt; der Versuch zeigt zugleich die Durchlässigkeit der Membran, die Undurchlässigkeit des Protoplasmas für diesen Farbstoff. Gibt man zur plasmolysierten Zelle wieder Wasser, so wird die Plasmolyse rückgängig,

ohne daß die Zelle einen Schaden genommen hätte. Mit dem Abtöten des Protoplasmas, z. B. durch Erhitzen, werden aber seine diosmotischen Eigenschaften ganz verändert; es ist jetzt für Farbstoffe, Salze etc. durchlässig.

Mit Hilfe der Plasmolyse läßt sich nun leicht feststellen, daß das Protoplasma für zahlreiche wasserlösliche Stoffe impermeabel ist. Wenn nur die richtige Konzentration gewählt wird, dann gelingt die Plasmolyse mit Rohrzucker so gut wie mit Traubenzucker, mit Kochsalz so gut wie mit Kalisalpeter. Die richtige Konzentration aber kann empirisch bestimmt werden. Zum Vergleich der plasmolytischen oder osmotischen Wirksamkeit verschiedener Substanzen muß man diejenige Konzentration eines Stoffes aufsuchen, welche gerade die ersten Spuren der Plasmaabhebung bewirkt (Fig. 4, III unten). Diese Konzentration hat dann eine etwas stärkere osmotische Wirksamkeit als der Zellinhalt; eine Konzentration von genau gleicher Wirksamkeit kann ja noch keine Abhebung herbeiführen. So hat DE VRIES schon vor 30 Jahren durch die „plasmolytische" Methode empirisch die Konzentration von Stoffen gleicher osmotischer Wirkung (kurz gesagt die isosmotischen Konzentrationen) für die rote Rübe wie folgt gefunden:

1. Rohrzucker	27—28	Proz.
2. Magnesiumsulfat	26—28	„
3. Natriumsulfat	17—18	„
4. Kaliumnitrat	6—7	„
5. Natriumnitrat	6—7	„
6. Chlorkalium	4—5	„
7. Chlornatrium	3—4	„

Diese Zahlen scheinen zunächst vollkommen regellos und es ist auch erst 1884 DE VRIES gelungen, gesetzmäßige Beziehungen zwischen den isosmotischen Lösungen verschiedener Stoffe aufzudecken, nachdem er eine sehr große Anzahl von Substanzen der verschiedensten Konstitution untersucht hatte. Es zeigte sich, wie es ja nicht anders zu erwarten war, daß die osmotische Wirkung nicht vom Gewicht der Substanz, sondern von der Anzahl der Moleküle abhängt, die sich in der Flüssigkeit gelöst finden. Die gleiche Zahl von Molekülen aber werden wir erhalten, wenn wir die Substanzen im Verhältnis ihres Molekulargewichtes lösen. Hat man in einem Liter so viel Gramm gelöst als die Molekulargewichtszahl angibt, so nennt man diese Einheit „ein Grammolekül im Liter" (abgekürzt „GM."). Von Rohrzucker müssen demnach 342 g (= 34,2 Proz.), von KCl 74 g von NaCl 58 g im Liter gelöst werden, wenn man ein „GM." haben will. DE VRIES fand also, daß ein GM. Invertzucker, Rohrzucker, Aepfelsäure, Weinsäure, Citronensäure etc., kurz ein GM. einer jeden wasserlöslichen, organischen metallfreien Substanz genau gleiche osmotische Wirkung hat. Aequimolekulare Lösungen sind also isosmotisch.

Es mag gleich hier erwähnt werden, daß man demnach die Plasmolyse in der Chemie zur Bestimmung des Molekulargewichtes benutzen kann, wie DE VRIES (1888, b) an dem Beispiel der Raffinose gezeigt hat. Für diese Zuckerart sind von verschiedenen Chemikern differente Formeln und demnach auch Molekulargewichte angenommen worden, zwischen denen zu entscheiden war

1. $C_{11}\ H_{22}\ O_{12} + 3\ H_2O$; Mol.-Gew. = 396
2. $C_{18}\ H_{32}\ O_{16} + 5\ H_2O$; „ = 594
3. $C_{36}\ H_{64}\ O_{32} + 10\ H_2O$; „ = 1188.

Es wurden nun die eben plasmolysierenden Lösungen von Raffinose und von Rohrzucker für ein und dasselbe pflanzliche Objekt festgestellt und aus deren Konzentration ergab sich, daß 3,42 Proz. Rohrzucker isosmotisch, also auch äquimolekular mit 5,957 Proz. Raffinose ist. Da 3,42 Proz. Rohrzucker 0,01 GM. im Liter ist, so muß auch 5,957 Proz. Raffinose = 0,01 GM. sein, also muß das Molekulargewicht der Raffinose 595,7 sein, was in glänzender Weise mit der Formel 2 stimmt, deren Richtigkeit später auch auf anderem Wege festgestellt wurde.

Aber was für die organischen metallfreien Stoffe gilt, das stimmt durchaus nicht für alle Verbindungen. Es müssten ja z. B. 101 g Kalisalpeter in 1000 g Wasser genau denselben osmotischen Effekt geben wie 342 g Rohrzucker; tatsächlich wirken sie ungefähr wie 1,5 GM. Rohrzucker, also $1^1/_2$ mal so stark als man erwarten sollte. De Vries (1884) hat nun gezeigt, daß man bei manchen Körpern $1^1/_2$, 2, $2^1/_2$ fach größere Wirkung erhält als bei der äquimolekularen Zuckerlösung; um ganze Zahlen zu gewinnen, setzt er die Wirkung einer bestimmten Zuckerlösung = 2 und bekommt dann für andere Substanzen mehr oder minder genau die Zahlen 2, 3, 4, 5; diese Zahlen nennt man (mit Pfeffer) isosmotische Koeffizienten; sie geben an, um wieviel größer der osmotische Wert einer bestimmten Substanz gegenüber Zucker = 2 ist und sie sind zur Berechnung dieses Wertes bei plasmolytischen Untersuchungen von großem Wert.

Wenn wir jetzt hervorheben, daß diese isosmotischen Koeffizienten nur für verdünnte Lösungen Geltung haben, so kommen wir damit auch auf die Erklärung der Erscheinung, warum eine Salpeterlösung z. B. $1^1/_2$ mal so stark wirkt, als man nach der Zahl der in ihr enthaltenen Moleküle erwarten sollte. Durch eine ganze Anzahl von Tatsachen hat die neuere Chemie den Nachweis liefern können, daß in verdünnten Salzlösungen die Moleküle teilweise in ihre Bestandteile, die „Ionen" zerfallen („dissoziieren"). Jedes freie Ion aber hat osmotisch dieselbe Bedeutung, wie das ganze Molekül, es zieht mit derselben Kraft Wasser an wie dieses. Der Grad der Dissoziation hängt nun einerseits von der Verdünnung der Lösung, andererseits von der Natur der gelösten Substanz ab. Im Extrem können alle Moleküle dissoziiert sein. Die isosmotischen Koeffizienten geben zwar kein genaues, aber doch ein ungefähres Maß für den Grad der Dissoziation; ihre Bedeutung liegt auf rein praktischem Gebiete; sie sind in ihrer Abrundung bequem, wenn man den osmotischen Wert einer bestimmten Lösung kalkulieren will.

Wir haben oben von einer Kraft gesprochen, mit der sich die gelösten Stoffe und ihr Lösungsmittel, das Wasser, gegenseitig anziehen. Diese Auffassung war früher allgemein üblich; heute ist sie durch die Entwicklung der allgemeinen Chemie altmodisch geworden. Man führt jetzt den in der Zelle herrschenden osmotischen Druck auf gewisse Eigenschaften zurück, die allen gelösten Stoffen zukommen. Nach der Theorie von van 't Hoff schreibt man gelösten Körpern die gleichen Eigentümlichkeiten wie den Gasen zu. Da nun die van 't Hoffsche kinetische Theorie der Lösungen und des osmotischen Druckes ihre experimentelle Basis in den Untersuchungen hat, die Pfeffer zu pflanzenphysiologischen Zwecken ausführte, so dürfte es passend sein, hier auf diese Theorie in Kürze einzugehen.

Pfeffer kam es 1877 bei seinen osmotischen Untersuchungen

vor allem darauf an, zu zeigen, daß die hohen osmotischen Drucke, deren Existenz in gewissen pflanzlichen Zellen kurz vorher von ihm nachgewiesen worden war, durch kristallinische Körper wie Rohrzucker, Kalisalpeter und andere Stoffe mit relativ kleinen Molekülen zustande kommen, während die Physiker bis dahin gerade große Moleküle, wie sie bei den kolloidalen Körpern (Eiweiß, Gummi etc.) vorkommen, zur Erzielung eines hohen osmotischen Druckes für nötig gehalten hatten. Es waren eben nur Stoffe wie Pergamentpapier, tierische Häute etc. als abschließende Membranen in den Osmometern verwendet worden und mit diesen geben in der Tat die kolloidalen Körper höhere Drucke als die kristallinischen, weil die letzteren sehr leicht durchdiffundieren. Als aber an Stelle solcher Häute von Pfeffer die semipermeabeln Niederschlagsmembranen in Benutzung genommen wurden, war es leicht, hohe osmotische Drucke mit Hilfe von Kristalloiden zu erhalten. Pfeffer bediente sich der oben geschilderten Tonzelle, der eine Ferrocyankupfermembran eingelagert war. Für Rohrzucker verschiedener Konzentration ergaben seine Versuche folgende Druckhöhen in Zentimeter Quecksilber:

Zucker in Gew.-Proz.	Druckhöhe in cm
1	53,8
2	101,6
4	208,2
6	307,5
1	53,5

Daraus ist zunächst zu entnehmen, daß die osmotische Wirkung, die erzielte Druckhöhe ziemlich genau der Konzentration proportional geht. Berechnet man dann aus dem Mittelwert des von einer 1 proz. Lösung in mehreren Versuchen erzielten Druckes = 50,5 cm Quecksilber den Druck einer 34,2 proz. Lösung (= 1 GM.), so findet man 1727 cm oder 22,7 Atm. Diese Zahl aber bildet den Grundstein der van 't Hoffschen Vergleichung des osmotischen Druckes mit dem Druck der Gase. Für die Gase gilt das Boyle'sche Gesetz: „das Produkt aus Volum und Druck eines Gases ist eine Konstante". Wenn also das Volum abnimmt, muß der Druck im selben Maß zunehmen. Bei gewöhnlichem Atmosphärendruck nimmt nun 1 GM. Sauerstoff (32 g) oder 1 GM. Kohlensäure (44 g) einen Raum von 22,4 Litern ein. Komprimieren wir das Gas, bis wir das GM. in einem Liter haben, so müssen wir offenbar einen Druck von 22,4 Atm. aufwenden. Der Druck von 1 GM. Gas im Liter entspricht also so genau, wie man es irgend erwarten kann, dem Druck von 1 GM. Rohrzucker in der Pfeffer'schen osmotischen Zelle und auf diese Uebereinstimmung baut die van 't Hoffsche Theorie, wenn sie sagt: der osmotische Druck beruht auf den Stößen der im Wasser gelösten Moleküle und Ionen auf die Wand der Zelle. Uebrigens sind alle Ergebnisse botanischer Untersuchungen über die Höhe des osmotischen Druckes durchaus unabhängig von dieser physikalischen Theorie.

So gut wie es bei den Gasen völlig gleichgültig ist, ob die in einem Gefäß abgesperrten Moleküle einheitlich sind oder chemische Verschiedenheiten aufweisen, so muß es auch für die Höhe des osmotischen Druckes in der Pflanzenzelle ohne Bedeutung sein, ob der Zellsaft nur aus Rohrzucker besteht, wie wir bisher annahmen, oder ob er ein kompliziertes Stoffgemisch darstellt. Solange diese Stoffe nicht chemisch aufeinander reagieren, solange also die Zahl der Moleküle und Ionen unverändert bleibt und solange das Protoplasma

impermeabel bleibt, solange ändert sich auch der osmotische Druck nicht und wir können seine Größe durch Plasmolyse stets feststellen, einerlei ob wir die Natur der Stoffe kennen, die ihn bewirken, oder ob uns diese unbekannt ist. Wenn wir also z. B. bei Anwendung einer 3,5 proz. Rohrzuckerlösung an irgendeiner Pflanzenzelle gerade eben die Anfänge der Plasmolyse konstatieren, während die 3 proz. Lösung noch unwirksam war, so folgt aus diesem Versuch, daß der Zellsaft ungefähr mit 3,5 Proz. Rohrzucker isosmotisch ist, er übt also auch denselben Druck aus wie diese Lösung; und das sind annähernd $2^1/_2$ Atmosphären. Man kann aber anstatt des Rohrzuckers auch einen anderen Stoff zur Plasmolyse verwenden; kennt man nur dessen Molekulargewicht und seinen isosmotischen Koeffizienten, so hat die Berechnung des osmotischen Druckes aus den Ergebnissen der plasmolytischen Untersuchung keine Schwierigkeit. In der Tat hat man vielfach statt des Rohrzuckers den Kalisalpeter genommen, weil das Protoplasma für diesen häufig völlig impermeabel zu sein scheint. Es entspricht einer 1 proz. Salpeterlösung eine 5,13 proz. Lösung von Rohrzucker.

Erwähnt mag noch werden, daß nicht alle Zellen gleich günstig zur Ausführung plasmolytischer Untersuchungen sind. In jungen, wachsenden Zellen ist die Membran durch den osmotischen Druck gedehnt, sie kontrahiert sich, wie wir sahen, bei der Aufhebung desselben. Diese Kontraktion muß also auch bei der Plasmolyse eintreten; damit sind aber gewisse Komplikationen in der Berechnung des osmotischen Druckes gegeben, die besser vermieden werden. Aber auch nicht jede erwachsene Zelle ist geeignet; vielfach sind die ersten Anfänge der Plasmolyse nicht gut zu beobachten und doch kommt es gerade auf sie an. Wenn es sich um plasmolytische Studien im allgemeinen handelt, und nicht um die Bestimmung des osmotischen Druckes bei ganz bestimmten Zellen, dann bedient man sich deshalb mit Vorliebe ausgewachsener Zellen, die einen gefärbten Zellsaft führen, und an denen die Abhebung des Protoplasmas von der Membran besonders schön zu beobachten ist; so hat z. B. DE VRIES die Epidermiszellen der Blattunterseite von Trandescantia discolor empfohlen und sie werden viel benützt.

Detailangaben über die absolute Größe des osmotischen Druckes gehören nicht hierher (vgl. Vorl. 33); wir bemerken nur, daß Drucke von 5—10 Atmosphären etwas ganz Gewöhnliches in der Pflanze sind. Es finden sich aber von diesen Mittelwerten nach oben und nach unten hin Abweichungen. Unter 3 Atmosphären scheint der osmotische Druck aber selbst in ganz ausgehungerten Zellen nicht zu sinken; er steigt dagegen auf ca. 15—20 Atmosphären in der Rübe und in der Küchenzwiebel.

Auch die jugendliche Zelle, die noch keine Vakuole besitzt, weist einen Turgordruck auf; die osmotisch wirksame Substanz muß hier im Protoplasma gelöst sein. Später findet sie sich jedenfalls vorwiegend in der Vakuole und sie wird in dieser in dem Maße neugebildet, als das Vakuolenvolumen mit dem Zellenwachstum sich vermehrt.

In den Zellen der Rübe und der Zwiebel, die wir soeben als Beispiele für besonders hohen osmotischen Druck genannt haben, ist derselbe offenbar eine weiter nicht nützliche Wirkung der angesammelten Reservestoffe. Werden diese, was bei anderen Reserve-

stoffbehältern häufig geschieht, zu größeren Molekülen, z. B. Stärke, kondensiert und unlöslich, so hört ihr osmotischer Druck ganz auf. Auch in manchen anderen Zellen mag die Aufstapelung der Stoffe die Hauptsache, der durch sie erzielte Druck eine vielleicht sogar unerwünschte Nebenwirkung sein; das trifft aber nicht allgemein zu. Vielfach hat der osmotische Druck eine ganz bestimmte Funktion. Durch ihn wird ja, wie schon bemerkt, die Zellmembran in Spannung gehalten und solange sie in Spannung sich befindet, hat sie eine größere Festigkeit als in der plasmolysierten Zelle. Auch einen dünnwandigen Kautschukballen kann man durch Spannung seiner Membran, also durch Aufblasen, ganz ebenso eine erhöhte Festigkeit geben, wie sie die Pflanzenzelle durch den osmotischen Druck gewinnt. Tatsächlich besteht die Festigkeit, die wir an dünnwandigen wachsenden Zellen beobachten, nur auf dem osmotischen Druck; schon ein geringer Wasserverlust hebt die Spannung der Zellhaut auf und vernichtet die Straffheit der Zelle. Den Zustand der Straffheit nennt man Turgeszenz und deshalb nennt man auch die Ursache derselben häufig Turgordruck; Turgordruck ist also identisch mit osmotischem Druck. — Ueber die Bedeutung des Turgordruckes für das Wachstum vgl. Vorl. 21.

Aus den bisherigen Erörterungen ergibt sich nun für die Frage der Stoffaufnahme das Resultat, daß das Protoplasma zwar für Wasser leicht durchlässig, für viele gelöste Stoffe aber gänzlich impermeabel ist. Dieses Ergebnis muß um so mehr auffallen, als wir ja untersuchen wollten, wie die in der Zelle vorkommenden Substanzen in sie hinein gelangen. Aus der Tatsache, daß im Zellinnern nicht nur Wasser vorhanden ist, folgt aber mit zwingender Notwendigkeit der Schluß: es können sich nicht alle Stoffe so verhalten wie Rohrzucker, Kalisalpeter, oder der Farbstoff der roten Rübe, es muß auch Stoffe geben, die durch das Protoplasma zu diffundieren vermögen. Und in der Tat haben die Untersuchungen der letzten Jahre uns viele Körper kennen gelehrt, deren Eindringen in die Zelle durch die verschiedensten Methoden nachgewiesen werden kann.

Bleiben wir zunächst einmal bei der plasmolytischen Methode, so dient sie in gleicher Weise zur Feststellung der Impermeabilität, wie der Permeabilität. So hatte DE VRIES (1888 a) schon darauf hingewiesen, daß Glycerin zwar Plasmolyse bewirke, daß diese aber nach einigen Stunden wieder rückgängig gemacht wird. Die Ursache des Aufhörens der Plasmolyse liegt in einem langsamen Eindringen von Glycerin in die Zelle. Schließlich ist die Konzentration des Glycerins innerhalb und außerhalb gleich groß; dann ist die Turgeszenz der Zelle wieder hergestellt, denn das beiderseits in gleicher Konzentration vorhandene Glycerin hat für die Turgeszenz so wenig Bedeutung, als wenn es beiderseits fehlte. Der osmotische Druck aber hat zugenommen und wenn jetzt wieder plasmolysiert werden soll, so muß eine konzentriertere Lösung verwendet werden, als früher.

In ähnlicher Weise, aber z. T. schneller, z. T. langsamer, geht die Plasmolyse zurück, die durch Harnstoff, Erythrit, Glycol etc. veranlaßt wird (OVERTON 1895). Zum Ausgleich sind bei Verwendung von Spirogyra für Glycol, Acetamid, Succinimid nur wenige Minuten nötig, für Glycerin dauert er zwei, für Harnstoff fünf und für Ery-

thrit 20 Stunden. Overton hat aber auch Stoffe gefunden, die noch schneller als Glycol durch das Plasma durchdringen, die überhaupt keine Plasmolyse verursachen, sondern sich wie Wasser verhalten, so z. B. Alkohol. Da das Molekulargewicht des Alkohols 46 ist, so muß eine 1 proz. Alkohollösung denselben osmotischen Wert haben, wie eine 7,5 proz. Rohrzuckerlösung und wenn z. B. gefunden wurde, daß eine Spirogyrazelle durch 8 Proz. Rohrzucker plasmolysiert wird, so müßte eine 1,1 proz. Lösung von Alkohol denselben Dienst leisten. Man kann aber weder durch diese, noch durch Konzentrationen von 1, 2, 3 Proz. Alkohol Plasmolyse erzielen. Der Alkohol dringt eben rasch durch das Plasma durch. Daß in der Tat der beobachtete Effekt auf einer Durchdringung des Plasmas und nicht etwa auf einer Schädigung durch den Alkohol beruht, das sieht man sofort, wenn man zur 8 proz. Rohrzuckerlösung noch 3 Proz. Alkohol zufügt: jetzt tritt dieselbe normale Plasmolyse ein, wie wenn der Zucker in reinem Wasser gelöst wäre. In der gleichen Weise hat Overton für eine große Menge von organischen Substanzen, z. B. Aether, Chloralhydrat, Sulfonal, Coffein, Antipyrin etc. leichtes Durchdringen durch Protoplasma konstatiert.

Ist nun auch der auf diese Art geführte Nachweis des Eindringens vieler Körper in die Zelle unanfechtbar, so haftet ihm doch der Nachteil an, daß er nicht anschaulich ist; man sieht ja das Eindringen der Körper nicht, man erschließt es nur. Wenigstens muß man das nach dem bisher Gesagten annehmen; es entspricht aber nicht ganz den Tatsachen. Denn nicht wenige der angeführten Körper verraten das Eindringen in den Zellsaft, indem sie dort sichtbare Veränderungen hervorrufen. Zu diesen gehören vor allen Dingen Ausscheidungen unlöslicher Körper, wie man sie im Zellsaft nach Eindringen von Coffein, Antipyrin, Acetamid etc., auch von Ammoniumcarbonat wahrnimmt. Wissen wir auch über die Natur dieser Ausfällungen im allgemeinen nichts, so ist doch für gewisse Fälle bekannt, daß es sich um Verbindungen mit Gerbstoffen handelt; so beim Coffein und Antipyrin. Da diese Gerbstoffverbindungen im Zellsaft unlöslich sind, während der Gerbstoff gelöst war, so muß es ja zu Ausfällungen kommen. In anderen Fällen z. B. bei Verwendung von Ammoncarbonat, spielt vielleicht nur die Veränderung der saueren Reaktion des Zellsaftes eine Rolle. Sicher können wir das nachweisen, wenn es gelingt, eine Aenderung der natürlich in den Pflanzen vorkommenden Zellsaftfarbstoffe zu erzielen (rote Rübe, rote und blaue Blumen), die ja geradeso wie der Lakmusfarbstoff als Indikatoren für Säuren oder Basen verwendet werden können. Auf die Art hat man das Eindringen sehr verdünnter Lösungen von freien Säuren, wie auch von Alkalien beobachtet, ohne daß durch sie eine Schädigung des Protoplasmas erfolgt wäre.

Am anschaulichsten und in vieler Hinsicht am wichtigsten ist der Durchgang vieler Anilinfarbstoffe durch das Protoplasma, mit dem uns Pfeffer (1886) bekannt gemacht hat. Da die in den Vakuolen gelöst vorkommenden natürlichen Farbstoffe, solange das Protoplasma normal funktioniert, nicht zu exosmieren vermögen, hatte man das Protoplasma generell als impermeabel für Farbstoffe betrachtet, wußte aber andererseits schon lange, daß das getötete Protoplasma sehr viele Farbstoffe aufnimmt und speichert. Die Mehrzahl der

Anilinfarbstoffe sind nun aber Gifte für die Zelle und wenn man nicht ganz verdünnte Lösungen anwendet, dringen sie wohl in das Protoplasma ein, aber erst, nachdem sie es getötet haben. Unter den relativ ungiftigen steht Methylenblau obenan, das in einer Konzentration von 1:100000 oder 1:10000 von den Pflanzen ohne Schädigung leicht ertragen wird. Ein Lösung von 1 in 100000 Wasser ist nun zwar in einer Schichtdicke von einigen Zentimetern eine schön blaue Flüssigkeit; in einer Glasröhre von 1 mm Weite aber ist die Färbung kaum noch wahrzunehmen und in einer Kapillare von 0,1 mm Durchmesser ist auch mit dem Mikroskop nichts mehr von ihr zu sehen. Würde also der Zellsaft von Spirogyra aus einer solchen Lösung bestehen, so wäre davon *nichts* zu entdecken. Daraus folgt, daß ein Farbstoff sehr wohl durch das Protoplasma diffundieren kann, ohne daß er deshalb in der Vakuole sichtbar werden muß. Tatsächlich fand aber PFEFFER bei Verwendung von Methylenblau ($^1/_{100000}$) nach kurzer Zeit in den Wurzelhaaren von Trianea deutlich blau gefärbten Zellsaft, während bei Spirogyra blaue, körnige Massen als Ausscheidungen in der Vakuole auftraten. Es muß also nicht nur eine Diffusion durch das Plasma stattgefunden haben, es muß auch eine *Speicherung* in der Vakuole erfolgt sein. Diese kommt dadurch zustande, daß der hereintretende Körper in einer Weise verändert wird, so daß er nicht mehr herausdringen kann und daß er zugleich für nachwirkenden Farbstoff Platz schafft. Damit lernen wir aber eine Erscheinung von weiter Verbreitung kennen, die bei der Stoffaufnahme der Pflanze von großer Wichtigkeit ist. Auf dem Weg der Diffusion kann im Zellsaft eine Ansammlung eines gebotenen Stoffes im besten Fall in der gleichen Konzentration erfolgen, wie sie der Stoff außerhalb hat; da aber die meisten, der Pflanze in der Natur zu Gebote stehenden Lösungen recht verdünnte sind, so kann durch Diffusion *allein* nur eine sehr geringe Stoffmenge ins Innere der Pflanze gelangen; wenn aber im Innern der Zelle die eintretenden Stoffe fortgesetzt in eine unlösliche oder wenigstens in eine veränderte und nicht diffundierende Form gebracht werden, dann geht die Stoffeinwanderung immer fort.

Es kommen demnach der Zelle Fähigkeiten zu, die für das Leben der Pflanze von fundamentaler Bedeutung sind: sie nimmt die Stoffe nicht so, wie sie ihr geboten werden, unterschiedslos auf, sondern sie vermag qualitativ und quantitativ zu wählen. So kann es kommen, daß ein in der Natur weit verbreiteter Körper in der Zelle ganz fehlt, weil er nicht diosmiert, während ein anderer seltener Körper in ihr in Masse aufgespeichert wird. Nur in wenigen Fällen kennen wir die Ursache der Speicherung genauer, so z. B. bei der Lemnawurzelzelle, die Methylenblau aufgenommen hat. Es hat sich hier der Farbstoff mit Gerbstoff verbunden und das gerbsaure Methylenblau kann das Protoplasma weder in der Richtung nach außen, noch in der nach innen durchwandern. In der Tat tritt *keine* Aufnahme und *keine* Speicherung ein, wenn man die Zelle statt in Methylenblau in gerbsaures Methylenblau bringt. Andererseits diosmiert das in der Zelle entstandene gerbsaure Methylenblau nicht nach außen, wenn man die Zelle in Wasser zurückversetzt; fügt man aber dem Wasser einige Tropfen Citronensäure zu, so verschwindet die blaue Färbung nach kurzer Zeit, indem sich jetzt gerade der umgekehrte Prozeß geltend macht, wie bei der Speicherung; es dringt zunächst

nur sehr wenig Citronensäure in die Zelle ein und verbindet sich mit dem Methylenblau; durch das Entstehen dieser Verbindung wird Platz für neueintretende Citronensäure geschaffen und da diese Verbindung auch imstande ist, das Plasma zu durchwandern, so verschwindet durch Diffusion bald jede blaue Färbung in der Zelle. Nicht immer handelt es sich bei der Speicherung gerade um solche Verbindungen, wie sie eben für Methylenblau und Tannin besprochen wurden, in vielen Fällen sind gewiß noch weniger große, in anderen Fällen aber größere Veränderungen eingetreten. Zu den letzteren rechnen wir z. B. die Bildung unlöslicher und deshalb osmotisch unwirksamer Stärke aus eindringendem Zucker, zu ersteren die oben erwähnten Ausfällungen durch Ammoniumcarbonat, die schon durch einfaches Auswaschen mit Wasser beseitigt werden können. In den meisten Fällen haben wir aber gar keine Kenntnis darüber, wie eine Speicherung im Zellsaft zustande kommt; so, wenn sich z. B. Nitrate oder andere anorganische Salze im Zellsaft in höherer Konzentration ansammeln als in der Außenflüssigkeit; dann ist eine lockere Bindung derselben an irgendwelche andere Stoffe zwar nicht ausgeschlossen, aber doch nicht recht wahrscheinlich. Findet aber eine einseitige Ansammlung ohne Veränderung statt, so können die rein physikalischen Bedingungen der Diffusion, die wir bisher als selbstverständlich vorausgesetzt haben, hier nicht gelten, oder wenigstens nicht allein maßgebend sein. In dieser Hinsicht müssen wir noch die Ergebnisse weiterer Studien abwarten. Den Weg für solche hat Nathansohn (1902) angegeben; die Resultate aber, zu denen er gekommen ist, sind leider durchaus nicht einwandfrei.[1])

Durch scharfsinnige Ueberlegungen, die wir hier nicht mitteilen können, hat Pfeffer gezeigt, daß die Permeabilität des Protoplasmas nicht vom Gesamtprotoplasten abhängt, sondern nur von einer sehr dünnen, mikroskopisch nicht nachweisbaren Schicht, die man Plasmahaut nennen kann. Eine äußere Plasmahaut entscheidet darüber, welche Körper in das Protoplasma aufgenommen werden, eine innere, welche in die Vakuole eindringen können. Diese beiden Häute brauchen nicht die gleichen Eigenschaften zu haben; es kann also demnach ein Körper reichlich ins Plasma eindringen und doch, weil er die innere Plasmahaut nicht durchsetzen kann, dauernde Plasmolyse erzielen; so scheint sich in manchen Versuchen, auf die wir später zurückkommen, der Zucker zu verhalten.

Nun finden sich ferner in einer Zelle nicht selten mehrere Vakuolen mit verschiedenem Inhalt und diese haben aller Wahrscheinlichkeit nach Plasmahäute verschiedener Permeabilität. Die Organisation einer Zelle muß, wie Hofmeister (1901) ausgeführt hat, dahin wirken, die höchst verschiedenen chemischen Produkte auseinanderzuhalten und dazu dienen gerade die Plasmahäute; wenn diese dann unter Umständen ihre Eigenschaften ändern, dann werden zuvor getrennte Körper miteinander in Berührung und zur Reaktion kommen und es muß demnach die Veränderlichkeit der Plasmahäute eine fundamentale Rolle im Leben der Zelle spielen.

Zum Schluß wollen wir uns noch die Frage vorlegen, worauf die

[1]) Nathansohn experimentierte mit Codium tomentosum, dessen Zellsaft er quantitativ chemisch studieren wollte; er hat aber das sehr große Interzellularensystem der Pflanze, das mit dem Außenmedium offen kommuniziert, übersehen und deshalb beweisen seine Versuche nichts.

ungleiche Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Substanzen beruht. Soweit rein physikalische Verhältnisse die Permeabilität bedingen, muß uns am ersten ein Ueberblick über die diosmierenden Stoffe einen Fingerzeig in dieser Hinsicht geben können. Aus den umfassenden Beobachtungen Overton's (1899), die mit verschiedenen Methoden gewonnen sind, stellen wir also zunächst die folgende Liste zusammen:

A. Von Körpern der **Fettreihe** dringen folgende durch das Protoplasma, soweit sie wasserlöslich sind:

I. Leicht dringen ein:

1. Einwertige Alkohole (Methylalkohol, Aethylalkohol, Allylalkohol, Aethyläther).
2. Aldehyde (Formaldehyd, Chloralhydrat).
3. Ketone (Aceton, Sulfonal).
4. Halogen-Kohlenwasserstoffe (Chloroform).
5. Neutrale Ester der anorganischen, sowie der organischen, mit einer O-H-gruppe versehenen Säuren.

II. Langsamer dringen ein: zweiwertige Alkohole (Glycole) und die Amide einwertiger Säuren.

III. Noch langsamer: dreiwertige (Glycerin) und vierwertige Alkohole (Erythrit), Harnstoff.

IV. Kaum merklich dringen ein: sechswertige Alkohole, Hexosen, Amidosäuren, Neutralsalze organischer Säuren.

B. Von Substanzen, die der **Fettreihe nicht angehören** und leicht eindringen, seien noch folgende genannt: Benzol, Xylol — Anilin, Formanilid, Acetanilid — Phenol, Resorcin, Orcin, Phloroglucin — Antipyrin — freie Alkaloide, aber nicht deren Salze — basische Anilinfarbstoffe, aber nicht ihre sulfosauren Salze.

Als charakteristisch für alle diese Körper betrachtete nun Overton ihre leichte Löslichkeit in Aether, fetten Oelen und ähnlichen Lösungsmitteln und er vermutete, daß auch die Grenzschicht des Protoplasmas mit einer Substanz von ähnlichem Lösungsvermögen imprägniert sei; nur diejenigen Körper, welche in der Grenzschicht löslich sind, vermögen dann ins Innere einzudringen, die osmotischen Eigenschaften des Plasmas sind also auf Erscheinungen „auswählender Löslichkeit" zurückzuführen (vgl. auch Tamann 1892). An der Hand mehrerer Beispiele macht Overton die Aehnlichkeit im Lösungsvermögen von Oelen und der Protoplasmahaut klar, insbesondere zeigt er, wie durch gewisse Substitutionen manche Körper ebenso wohl zum Eindringen ins Plasma wie zur Löslichkeit in Oelen gebracht werden können.

Auch gewisse Gifte wie Sublimat, Jod, Pikrinsäure, Osmiumsäure, die durch schnelles Eindringen in das Protoplasma sich einen Ruf als gute Fixierungsmittel (vgl. S. 12) erworben haben, sind nach Overton in Oel leicht löslich. Die meisten Salze aber sind darin unlöslich, und scheinen auch vom Protoplasma nicht durchgelassen zu werden. Gerade in dieser Hinsicht sind aber eingehende Studien dringend nötig, denn wir werden später zu zeigen haben, daß manche anorganische Salze für die Pflanze unentbehrlich sind; und diese müssen alle von außen aufgenommen werden. Auch über die Aufnahme der gewöhnlichen Luftgase, Sauerstoff, Stickstoff, Kohlensäure, fehlen noch genaue Untersuchungen; doch ist an der Permeabilität

des Protoplasmas für diese nicht zu zweifeln, wie die Besprechung des Gasaustausches der Pflanze zeigen wird.

Daß nun aber die Plasmahaut aus fettem Oel bestehen könnte, ist durchaus nicht wahrscheinlich, können doch z. B. Algen tagelang in einer 2 proz. Lösung von sekundärem Natriumkarbonat ohne Schädigung leben, während dieser Stoff eine Oelschicht unbedingt verseifen und damit zerstören müßte. So kommt Overton zu der Vermutung, daß ein reichlicher Gehalt an Cholesterinen und Lecithinen den osmotischen Charakter der Plasmahaut ausmache und diese Hypothese sieht er auch durch seine neuesten Studien (1900) bestätigt, in denen er Versuche über Löslichkeit verschiedener Stoffe in Cholesterin angestellt hat. Er findet, daß die Löslichkeit in Cholesterin noch viel besser als die in Oel mit der Aufnahme in das Protoplasma korrespondiert, besonders bei den Anilinfarben. Eine cholesterinhaltige Plasmahaut würde auch die Aufnahme von fettem Oel (Vorl. 13) und Xylol (Overton 1899), also von wasserunlöslichen Körpern verständlich machen, andererseits würde sie den Wasserdurchtritt nicht verwehren. In dieser Beziehung sei daran erinnert, daß das Lanolin, das ein Cholesterinderivat ist, mehr als das Doppelte seines Gewichtes an Wasser aufzunehmen vermag.

Wenn auch die Hypothese Overtons in mancher Hinsicht bestechend erscheint, so ist sie doch weder im Prinzip noch im Detail bewiesen. Zunächst bestehen ja spezifische Differenzen bezüglich der Permeabilität; Penicillium läßt z. B. Kupfersalze nicht eindringen, die bei der Mehrzahl von Pflanzen leicht aufgenommen werden; Beggiatoa nimmt Schwefelwasserstoff auf, der von gewissen, neben ihr vorkommenden Algen nicht aufgenommen wird. Diese Verschiedenheiten müßten also in der spezifischen chemischen Konstitution der Plasmahäute der betreffenden Spezies ihre Erklärung finden. Es kommen Variationen der Plasmahaut am einzelnen Individuum, je nach äußeren Umständen hinzu. Möglich ist es ja, daß auch sie auf Veränderungen des „Cholesterin-Lecithingemisches“ beruhen, möglich ist aber auch, daß unter Umständen sich noch ganz andere Körper an dem Aufbau der Plasmahaut beteiligen. Auch kann man sich des Gedankens nicht erwehren, daß in unseren Versuchen die Eigenschaften der Plasmahaut vielleicht nicht ganz selten keine vollkommen natürliche sein dürften. Es könnten z. B. manche Plasmolytika zur Bildung einer Niederschlagsmembran an der Plasmagrenze führen, und wir würden dann nicht die Eigentümlichkeiten der natürlichen Plasmahaut, sondern die der künstlich erzeugten Niederschlagsmembran studieren (Berthold 1896, S. 152). Tatsächlich ist ja eine Neubildung der Plasmahaut vielfach experimentell konstatiert. Sie tritt z. B. bei Vaucheria an dem Protoplasma auf, das aus Wunden entströmt, und sie läßt sich an jeder Schnittwunde durch ein Myxomycetenplasmodium beobachten. Im letzten Fall ist auch leicht zu konstatieren, daß die Plasmahaut aus beliebigen Teilen des gewöhnlichen Zellplasmas sich bilden kann. (Pfeffer 1890).

Literatur zu Vorlesung 2.

Berthold, E. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
Hofmeister, Fr. 1901. Die chemische Organisation der Zelle. Braunschweig.
Nägeli. 1855. Pflanzenphys. Unters. 1, 21.
Nathansohn. 1902. Jahrb. wiss. Botan. 38, 241.

Nernst. 1890. Zeitschr. f. physik. Chemie **6**, 37.
Overton. 1895. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Gesellsch. Zürich.
— 1899. ebda.
— 1900. Jahrb. f. wiss. Bot. **34**, 669–701.
Pfeffer, W. 1877. Osmotische Untersuchungen. Leipzig.
— 1886. Unters. aus d. bot. Instit. Tübingen **2**, 179.
— 1890. Plasmahaut und Vakuolen (Abh. math.-phys. Kl. Sächs. Ges. **16**, 187).
Tamann. 1892. Zeitschr. f. physik. Chemie **10**, 255.
de Vries, H. 1877. Die mechan. Ursachen d. Zellstreckung. Leipzig.
— 1884. Methode zur Analyse d. Turgorkraft. Jahrb. wiss. Bot. **14**, 427.
— 1888a. Bot. Ztg. **46**, 229.
— 1888b. ebda. **46**, 393.
— 1889. ebda. **47**, 309.

Vorlesung 3.

Die Wasseraufnahme.

Wir verlassen jetzt die einfachen Verhältnisse der einzelnen Zelle, die, allseitig von Wasser umgeben, nur dieses selbst und die in ihm gelösten Gase oder festen Körper nach Maßgabe der Permeabilität des Protoplasmas in ihr Inneres aufnehmen kann und fragen nach der Stoffaufnahme bei komplizierter gebauten Pflanzen. Handelt es sich etwa um einen Zellkörper, wie wir ihn bei höheren Algen (Florideen, Fucaceen) antreffen, oder um eine untergetaucht lebende, schwimmende Phanerogame (z. B. Lemna trisulca), so haben diese Pflanzen eine ganze Reihe von Zellen, nämlich alle oberflächlich gelegenen, die in bezug auf Stoffaufnahme aus der Außenwelt keine Differenz gegenüber der bisher besprochenen freilebenden Einzelzelle aufweisen. Neben Oberflächenzellen finden wir da aber auch „Binnenzellen" und man könnte glauben, sie seien von einem direkten Verkehr mit dem Außenmedium abgeschlossen, es könnten zu ihnen nur solche Stoffe eindringen, die Membran und Protoplasma einer oder vieler mehr peripher gelegenen Zellen durchwandert haben. Dann würde also über das Eindringen von Stoffen in diese Binnenzellen in erster Linie die Hautschicht der Oberflächenzellen entscheiden. Es brauchten aber nicht alle Stoffe, die von den peripheren Zellen aufgenommen werden, notwendig auch in die inneren einzudringen. Tatsächlich haben aber die Binnenzellen doch auch die Möglichkeit eines direkten Verkehrs mit dem Außenmedium, denn sie sind mit diesem durch die Zellwände verbunden, in welchen ja im allgemeinen alle in Betracht kommenden Stoffe, vor allem das Wasser selbst, sich bewegen können.

Im Prinzip gilt nun aber das gleiche auch für die Landpflanze und man könnte sagen, daß eine Zelle in der höchsten Knospe oder dem höchststehenden Blatte eines Eichbaumes durch Zellmembranen mit der wässerigen Lösung im Erdboden, in den die Wurzel sich einsenkt, in direkter Verbindung stehe, wenn auch zwischen ihr und den Wurzelenden Tausende oder Millionen von Zellen liegen. In der Praxis aber ist dieser Fall total verschieden von dem vorigen, denn die weiteren Erörterungen werden zeigen, daß ein für die Pflanze in

Betracht kommender Stoffaustausch auf diese Weise wegen der enormen Entfernung unmöglich wird. So stellen wir also die Stoffaufnahme der Landpflanze derjenigen der untergetauchten Einzelzelle als einen zweiten Typus gegenüber. Und da bedarf es nicht erst physiologischer Untersuchungen, um einzusehen, daß bei der Landpflanze die beiden auch vom Laien unterschiedenen Teile, die im Boden lebende Wurzel und der nur in der Luft gedeihende beblätterte Sproß in bezug auf Nahrungsaufnahme sich wesentlich verschieden verhalten. Die Wurzel nimmt das im Boden vorhandene Wasser und die in ihm gelösten Stoffe auf, sie schließt sich also an die bisher besprochenen Verhältnisse an; der Sproß aber nimmt wesentlich gasförmige Körper aus der Atmosphäre auf. So ergibt sich naturgemäß für das Folgende eine getrennte Behandlung der aus dem Boden und der aus der Atmosphäre stammenden Bestandteile der höheren Pflanze.

Aus dem Boden nimmt die Pflanze vor allen Dingen Wasser auf, dessen Unentbehrlichkeit für alle Organismen, für die Vegetabilien im speziellen bekannt und begreiflich ist. Wenn wir auch ganz davon absehen, daß die Elementarstoffe, die das Wasser zusammensetzen, der Sauerstoff und der Wasserstoff in Verbindung mit dem Kohlenstoff, die wichtigsten Bausteine für organische Verbindungen bilden, wenn wir nur das Wasser als solches in Betracht ziehen, so leuchtet seine Unentbehrlichkeit ein, weil es ein normaler Bestandteil einer jeden Zellmembran ist, die ja in der lebenstätigen Pflanze nie anders als mit Imbibitionswasser durchtränkt gefunden wird, weil zweitens auch das Protoplasma in der lebenstätigen Pflanze stets nur in wasserdurchtränktem Zustand vorkommt, endlich weil die Vakuole, die nicht selten den größten Raum in der Zelle einnimmt, ihrer Hauptmasse nach aus Wasser besteht. Dementsprechend weist ja auch, wie (S. 7) schon hervorgehoben, die chemische Analyse einen ganz beträchtlichen Wassergehalt selbst noch in solchen Pflanzenteilen nach, die man als wasserarme bezeichnen muß. Ginge nun die Pflanze mit dem einmal aufgenommenen Wasser in ähnlicher Weise sparsam um, wie mit dem Stickstoff (Vorl. 11), so würde eine Neuaufnahme nur in dem Maße notwendig werden, als neue Glieder an dem Körper der Pflanze sich bilden. Von einer solchen Sparsamkeit kann nun aber schlechterdings nicht die Rede sein; im Gegenteil — die Pflanze geht, wenigstens unter Umständen, mit dem Wasser höchst verschwenderisch um, sie sendet ungeheure Massen dieses Stoffes, den sie unter Aufwand von Energie mit der Wurzel der Erde entrissen hat, in Dampfform wieder an die Atmosphäre. So gibt nach Haberlandt (1877) im Laufe eines Sommers eine Maispflanze 14 kg, eine Hanfpflanze 27 kg, eine Sonnenblume 66 kg Wasser, also das Mehrfache ihres Körpergewichts, an die Luft ab. Das sind alles kleine Pflanzen; wie groß muß also die Menge des von einem Baum abgegebenen Wassers sein! Wir verdanken v. Höhnel über diese Frage sehr sorgfältige Berechnungen, als deren Ergebnis die folgenden Zahlen angeführt werden können: Eine große Birke mit 200000 Blättern gibt im Laufe des Sommers 7000 kg, am einzelnen Tag 38 kg Wasser ab. Eine 110jährige Buche verdunstet rund 9000 kg im Sommer und wenn etwa 400 solche Bäume auf einem Hektar stehen, so würde ein Wald von dieser Größe 3600000 kg Wasserdampf abgeben. Können auch diese Zahlen keinen Anspruch

auf große Genauigkeit erheben, so lehren sie uns doch wenigstens die Größenordnungen kennen, um die es sich da handelt.

Wir haben also zunächst zu untersuchen, wie es der Pflanze möglich wird, so gewaltige Wassermassen dem Boden zu entnehmen; daran reihen wir dann die Betrachtung der Abgabe des Wassers durch die Blätter und da die aufnehmenden von den wasserabgebenden Teilen räumlich weit getrennt sind, so wird, um ein vollständiges Bild von der Wasserbewegung in der Landpflanze zu geben, auch die Leitung des Wassers zu besprechen sein.

Der Boden, aus dem die normale Landpflanze ihren ganzen Wasserbedarf deckt, besteht aus einem Gemisch von Gesteinstrümmern und Resten von Organismen (Humus). Die einzelnen Bestandteile sind von sehr verschiedener Größe und lagern bald locker, bald fester aneinander, immer aber so, daß Zwischenräume entstehen, die wir zunächst als von Luft erfüllt annehmen wollen. Fällt nun auf einen solchen Boden Regen oder kommt aus anderen Gründen Wasser auf ihn, so kann dieses die Luft vollständig verdrängen und alle Räume zwischen den festen Partikeln vollkommen erfüllen. Ist der Untergrund für Wasser nicht durchlässig, besteht er z. B. aus Ton, so bleibt dieser Zustand erhalten und es entsteht ein Sumpfboden, der ebenso sehr durch seinen Wasserreichtum wie durch den Luftmangel charakterisiert wird. Der Wasserreichtum muß die Pflanze in den Stand setzen, ihren Wasserbedarf mit Leichtigkeit zu decken, und man sollte deshalb glauben, ein derartiger Boden biete den Pflanzen eine ausgezeichnete Wohnstätte. Die Erfahrung lehrt aber das Gegenteil. Nur gewisse Pflanzen und gerade von den Kulturpflanzen nur wenige (z. B. der Reis) vermögen im Sumpfboden zu gedeihen oder verlangen ihn gar, während die Mehrzahl unserer Nutzflanzen bei diesem Wasserüberfluß zugrunde geht und nur bei mittlerem Wassergehalt des Bodens gut gedeiht (Wollny 1897). Die Ursache liegt natürlich nicht in dem Zuviel an Wasser, sondern in Nebenumständen. Man hat vielfach an eine Giftwirkung der im Sumpfboden faulenden Stoffe gedacht, doch haben sich bisher keine sicheren Beweise für diese Ansicht erbringen lassen (Wacker 1898). So bleibt nur übrig, den Mangel an Sauerstoff für die Schädigungen, die der Sumpfboden den Landpflanzen zufügt, verantwortlich zu machen. Zwar kann man auf die Erfolge der Wasserkultur hinweisen und sagen, daß sehr viele Landpflanzen ihr Wurzelsystem in der wässerigen Lösung einiger Salze ganz normal zur Entwicklung zu bringen vermögen (Vorl. 7), und unter diesen Umständen steht demselben ja nur der in Wasser gelöste Sauerstoff, also bei weitem weniger als im gut durchlüfteten Erdboden, zur Verfügung. Immerhin findet aber die Wurzel in der Wasserkultur noch freien Sauerstoff, während im Sumpfboden gewiß oft auch die kleinsten Spuren dieses Körpers aufgezehrt sind. Diesen Nachteil ihres Substrates überwinden aber die Sumpfpflanzen durch Ausbildung reicher Interzellularen, die eine Luftzuleitung von oben ermöglichen, manchmal auch durch Ausbildung besonderer Atmungswurzeln, die aus dem Substrat hervorragen (Göbel 1886, 1887, Jost 1887, Karsten 1892).

Fassen wir nun einen anderen Fall ins Auge: der Untergrund des Bodens sei für Wasser durchlässig. Dann wird das in die oberen Bodenschichten eingedrungene Wasser zum Teil rasch nach unten ablaufen und in die größeren Lücken des Bodens wird wieder Luft

treten. Es fließt aber niemals alles Wasser auf die Art ab, ein Teil bleibt in dünner Schicht den Bodenpartikelchen adhärierend zurück, ein anderer sammelt sich in den kleineren Spalten und Lücken und wird da kapillar festgehalten. Die Menge des so im Boden verbleibenden Wassers, bezogen auf die Volumeinheit des Bodens, nennt man dessen Wasserkapazität; diese schwankt nach der Bodenbeschaffenheit, vor allem nach der Zahl und Größe der zwischen den Bodenteilchen übrig bleibenden Räume innerhalb weiter Grenzen, ist aber doch immer recht ansehnlich. Einige Zahlen mögen das illustrieren:

Wasserkapazität verschiedener Böden (nach Ad. Mayer 1901)	Vol.-Proz.
Humusboden	55
Tonboden	53
feiner Sandboden	30
grober „	10

Wasserkapazität von Quarzböden (nach Wollny in Ramann 1893 S. 67)			Vol.-Proz.
Korngröße	1—2	mm	3,66
„	0,25—0,50	„	4,38
„	0,11—0,17	„	6,03
„	0,01—0,07	„	35,50

Solche Wassermengen birgt der Boden nur unmittelbar nach einer Anfeuchtung; durch Verdunstung verliert er sie teilweise wieder. Die Pflanzen sind häufig gerade in der Vegetationszeit, wo sie am meisten Wasser bedürfen, genötigt, dies aus einem relativ trockenen Boden zu entnehmen, und dazu bedürfen sie eines weitverzweigten Wurzelsystems mit möglichst großer wasserabsorbierender Oberfläche.

Die Wichtigkeit der Wurzel für die Gewinnung des Wassers wird schon durch das Verhalten der Keimpflanze demonstriert, die meist lange vor Entfaltung von Blättern die Hauptwurzel in den Boden treibt; Wasser ist ja der Stoff, den der Keimling in erster Linie nötig hat, da alle anderen Nährstoffe in reichlicher Menge in den Kotyledonen oder dem Endosperm enthalten sind. In vielen Fällen bleibt diese vom Keimling entwickelte Hauptwurzel viele Jahre lang, oder solange die Pflanze überhaupt existiert, am Leben, wächst dabei sehr bedeutend in die Länge und erreicht, wenn die Beschaffenheit des Bodens dies gestattet, große Tiefen. Insbesondere bei manchen Wüstenpflanzen sollen Pfahlwurzeln von enormer Länge auftreten, und nur durch solche kann das in tiefen Erdschichten vorhandene Wasser für diese Pflanzen nutzbar gemacht werden. Meist bleibt die Hauptwurzel nicht allein tätig, sondern es entspringen an ihr in akropetaler Reihenfolge Seitenwurzeln, die manchmal fast senkrecht auf der Mutterwurzel stehen und dann den Erdboden horizontal durchziehen, die aber auch kleinere Winkel mit der Hauptwurzel bilden können und dann etwa unter 70°, 60°, 50° abwärts laufen. Bei einer ganzen Reihe von Pflanzen, z. B. bei Vicia Faba nach Hellriegel (1883), wächst auch nach dem Erscheinen der Seitenwurzeln die Hauptwurzel mit ungeschwächter Kraft, und die Größenverhältnisse der Seitenwurzeln entsprechen annähernd ihrem Alter; es sind die der Wurzelspitze benachbarten am kürzesten, die von ihr entferntesten am längsten, und die Enden aller liegen ungefähr in der Fläche eines Kegels, dessen Spitze mit der Wurzelspitze zusammenfällt. Einen anderen Typus der Bewurzelung besitzt die gelbe Lupine: Bei ihr sind die Seitenwurzeln viel spärlicher und unregelmäßiger, und vor allen Dingen treten sie erst in ziemlicher Tiefe unter der Bodenoberfläche auf; auch bleiben die älteren rasch im Wachstum zurück. Einen dritten Typus endlich erhalten wir, wenn bei gleichem Anfang wie bisher, späterhin die Pfahlwurzel zunächst ihre dominierende Stellung aufgibt, dann wohl auch ganz aufhört zu wachsen

und schließlich abstirbt. Auf diesen, besonders bei Bäumen vorkommenden Fall, kommen wir alsbald zurück; zuvor sei nur noch bemerkt, daß in einem vierten Typus die Hauptwurzel von vornherein fehlt und ersetzt ist durch ein ganzes Büschel von untereinander gleichwertigen Seitenwurzeln, die aus Stammorganen hervorbrechen; als Beispiel mögen die Gräser und Zwiebelpflanzen angeführt sein. Eingehende Schilderungen des Wurzelsystems krautiger Pflanzen, über welche bisher nur sehr spärliche Angaben vorlagen, verdanken wir Freidenfelt (1902), auf dessen Arbeit hiermit verwiesen sei.

Die Bewurzelung der Bäume bietet aus zwei Gründen ein besonderes Interesse dar. Einmal weil sie so viele Jahre hindurch fortwächst, dann weil der enorme Wasserverbrauch der Laubkrone besondere Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Wurzel stellt. Dank den mühevollen Untersuchungen Nobbes können wir uns über die Entstehung des Wurzelsystems der Fichte, Tanne und Kiefer ein ziemlich gutes Bild machen. Nobbe (1875) kultivierte Sämlinge dieser Pflanzen während eines Sommers in großen, mit Sand gefüllten Glastöpfen und stellte im Herbst an den abgespülten Wurzelsystemen umfassende Zählungen und Messungen an, von denen nachstehend einige in Tabellenform mitgeteilt sind.

	Anzahl der Wurzeln			Länge aller Wurzeln in mm		
	Tanne	Fichte	Kiefer	Tanne	Fichte	Kiefer
1. Ordnung (Hauptwurzel)	1	1	1	300,0	290	873
2. „	48	85	404	636,0	1333,5	4 438,5
3. „	85	162	1955	56,0	312,5	5 491,5
4. „	0	5	749	0	5,0	1 143,3
5. „	0	0	26	0	0	41,5
Summe	134	253	3135	992	1941	11 988
Verhältnis	1	2	24	1	2	12

Die drei einjährigen, unter gleichen Bedingungen erwachsenen Pflänzchen haben also sowohl bezüglich der Zahl der Auszweigungen, wie auch bezüglich der Länge des Gesamtwurzelsystems höchst auffallende Differenzen ergeben. Die Summe aller Wurzeln ist in runden Zahlen bei der Tanne 1, bei der Fichte 2, bei der Kiefer 12 m lang. Berechnet man die Oberfläche, so stellt diese ein Quadrat von

49,52	64,33	142,23
(Tanne)	(Fichte)	(Kiefer)

mm Seitenlänge dar. Also auch bezüglich der aufnehmenden Fläche steht die Kiefer der Tanne und Fichte weit voran. Die Bodenmasse, die bei ihr von Wurzeln durchsetzt wird, ist nach Nobbe ein Kegel von 80—90 cm Tiefe und einer Grundfläche von 2000 qcm. Teilt man diesen Raum in Abschnitte von je 10 cm Höhe, so finden sich im obersten 1548, in den folgenden 217, 446, 366, 121 und 38 Seitenwurzeln. Die Kiefer durchzieht also eine sehr große Bodenmasse sehr reichlich mit Wurzelwerk; da sie auf diese Weise den Boden besser auszunutzen vermag, so gedeiht sie auch noch auf ungünstigem Terrain; ihre angebliche Anspruchslosigkeit stellt sich demnach vielmehr als eine große Ausnutzungsfähigkeit heraus. — Das Verhalten in späteren Jahren weicht nun vom Keimlingsstadium sehr

beträchtlich ab. Die starke Häufung der Seitenwurzeln in der Nähe des Bodens beim Kiefernkeimling deutet schon an, daß späterhin die Hauptwurzel im Wachstum zurückbleibt und ein weithin, fast horizontal sich ausbreitendes Wurzelsystem entsteht; doch bleibt die Pfahlwurzel erhalten. Die Fichte geht zwar anfangs tief in den Boden, aber ihre Pfahlwurzel bleibt vom 5. Jahre an stark zurück, so daß der Baum später ganz flachwurzelig wird. Nur die Tanne bleibt ein tiefwurzelnder Baum mit dominierender Hauptwurzel. — Fügen wir noch ein Beispiel aus den Laubhölzern hinzu. Die Rotbuche treibt nach Hartig (zit. nach C. Kraus 1892) in den ersten Jahren eine einfache Pfahlwurzel mit wenig Seitenwurzeln. Schon vom 3. Jahre an gewinnen die höchststehenden unter diesen einen kräftigeren Wuchs und bilden in der Nähe der Oberfläche des Bodens ein reich verzweigtes Wurzelsystem. Im 5. bis 6. Jahre hört das Längenwachstum der zu höchstens $^1/_2$ m Länge herangewachsenen Pfahlwurzel von selbst für immer auf, nur die Seitenwurzeln wachsen fort. Bis zum 30. Jahre sind es 2, seltener 3 der tieferen Seitenwurzeln, welche sich vorzugsweise entwickeln, schräg in die Bodentiefe eindringend. Vom 30. Jahre an bleiben auch diese Wurzeln gegen die höher stehenden, flach unter der Erdoberfläche verlaufenden zurück und diese bilden dann den Hauptbestandteil des Wurzelsystems. Im Haubarkeitsalter ist daher die Wurzelmasse im Verhältnis zu ihrer horizontalen Ausdehnung ungewöhnlich flach, höchstens etwa 60 cm tief.

Seit Hales (1748) hat man vielfach Bestimmungen über die Größe des Wurzelsystems verschiedener Pflanzen, sowie über die von ihm beherrschte Bodenmasse vorgenommen. So wird die Gesamtlänge aller Wurzeln 1jähriger Getreidepflanzen auf 500—600 m angegeben (Nobbe 1872), die eines großen Kürbisses auf 25 Kilometer (Sachs 1882, S. 19). Schuhmacher (1867) hat das Gewicht des gesamten Wurzelsystems bei einigen Kulturpflanzen ermittelt. Sachs hat (1882, 19) den Raum, der von den Wurzeln einer Sonnenblume eingenommen wird, auf 1 cbm geschätzt, und daraus wird man schließen dürfen, daß große Bäume Hunderte von Kubikmetern mit ihrem Wurzelwerk durchziehen. Aber alle diese Angaben sind physiologisch nicht recht brauchbar, denn es ist bekannt, daß nicht alle Wurzeln die gleiche Funktion haben. Bei perennierenden Wurzelsystemen unterscheidet man zwischen Trieb- und Saugwurzeln. Die ersteren sind die bleibenden Teile des Wurzelsystems, sie sind bald auf ihrer Oberfläche mit Kork bedeckt und kommen dann für die Wasseraufnahme gar nicht mehr in Betracht; sie dienen aber zur Befestigung der Pflanze im Boden und als Träger der Saugwurzeln. Die letzteren sind dünn und bleiben dünn und gehen nach einiger Zeit wieder zugrunde. Sie sind es, welche die Wasseraufnahme der Pflanze vermitteln, aber auch bei ihnen dient nicht die ganze Oberfläche diesem Zweck, sondern nur die äusserste Spitze, soweit sie mit Wurzelhaaren besetzt ist oder solche noch nicht (Kny 1898) trägt. Bei gewissen Landpflanzen fehlen freilich die Wurzelhaare stets; hier besorgen also gewöhnliche Epidermiszellen die Wasseraufnahme. Trotz dieser Ausnahmen kann man die Wurzelhaare als Organe der Wasseraufnahme an der Wurzel bezeichnen. Sie sind schlauchförmige Ausstülpungen aus den Epidermiszellen und erreichen oft eine ziemliche Länge, vergrössern also die aufnehmende Oberfläche der Wurzel recht beträchtlich. F. Schwarz (1883) hat berechnet, daß die Wurzel-

oberfläche durch die Ausbildung von Haaren beim Mais $5^1/_2$ fach, bei der Gerste 12 fach und bei Scindapsus gar 18 fach vergrößert wird. An der sich verlängernden Wurzel entstehen Tag für Tag neue Wurzelhaare an der Spitze, basalwärts aber sterben alte ab; die Wurzelhaare haben nur eine geringe Lebensdauer. Die Stellen nun, die mit abgestorbenen Haaren besetzt sind, dürften schwerlich noch wesentliche Dienste für die Wasseraufnahme leisten, somit müßte man also die Oberfläche der Spitzenregion nebst der Vergrößerung die sie durch die Haare erfährt, in Rechnung ziehen, wenn man einen Maßstab für die Leistungsfähigkeit der Wurzel bekommen wollte. Derartige Schätzungen liegen bisher nicht vor.

Fig. 5. Wurzelhaar *hh* im Boden. Schematisch. Erklärung der Zeichen im Text. (Nach Sachs, Experimentalphysiologie, vereinfacht.)

Wenn wir nun fragen wie das einzelne Wurzelhaar das Wasser aus dem Boden aufnimmt, so bedienen wir uns am besten der Worte von Sachs (1865) und der beistehenden Figur 5. Sie stellt Oberflächenzellen (*ee*) einer Wurzel vor, von denen eine zu einem Wurzelhaar (*hh*) ausgewachsen ist.

„Die dunkelschraffierten Körper sind mikroskopisch kleine Bodenteilchen, zwischen denen sich die völlig weißen Luftlücken befinden. Jedes Bodenkörnchen ist mit einer dünnen[1]) Wasserschicht umhüllt, die von seinen Flächenkräften festgehalten wird; wo die Anziehungen benachbarter Bodenteile zusammenwirken (an den einspringenden Winkeln), bilden diese sonst dünnen Wasserschichten dickere Ansammlungen; diese Wassersphären sind in der Zeichnung durch geschwungene Linien angedeutet. Auch die Oberfläche des Wurzelhaares ist z. B. bei α mit einer dünnen Wasserschicht bekleidet, seine quellungsfähige Wand von Flüssigkeit durchtränkt. Betrachten wir nun das Wurzelhaar für einen Augenblick als untätig und im Boden soll überhaupt zunächst keine Störung stattfinden. Alsdann stehen sämtliche Wassersphären der Bodenteilchen untereinander nicht nur in Berührung, sondern auch in einem Gleichgewicht."

„Nehmen wir nun an, das Wurzelhaar *hh* sauge das Wasser bei α auf, so wird seine Oberfläche an dieser Stelle weniger Wasser haben, als ihrer Anziehungskraft entspricht; sie entzieht daher zunächst ihrer unmittelbaren Nachbarschaft Wasser; dadurch wird aber auch an diesen Stellen das Gleichgewicht gestört. Es breitet sich also die Bewegung nach allen Seiten aus und kommt erst zum Stillstand, wenn das Gleichgewicht aller Wassersphären wieder hergestellt ist; dabei werden diese sämtlich dünner und der Boden als Ganzes trockener. Diese Austrocknung kann sich aber nicht bloß in der

[1]) In der Figur ist die Dicke der Adhäsionsschichten sehr stark übertrieben; sie sind mikroskopisch nicht nachweisbar.

unmittelbaren Nähe des Wurzelhaares geltend machen, sie ergreift vielmehr gleichzeitig die entfernteren Teile. Jedes Wurzelhaar für sich wird so zum Zentrum einer allseitig gegen dasselbe gerichteten Strömung. Für die mit Tausenden von Wurzelhaaren bedeckte Oberfläche eines kleinen Wurzelstückchens resultiert daraus eine ähnliche Bewegung, welche die Wasserteilchen des Bodens vorzugsweise radial gegen die Achse der Wurzel von allen Seiten hinführt." Die Wurzel nützt also auch solche Bodenschichten aus, in die sie nicht eingedrungen ist. „Denken wir uns die Wasserhülle eines Bodenstückchens ihrer Dicke nach in mehrere sehr dünne Schichten zerlegt, so werden die dem Erdpartikelchen anliegenden Wassermoleküle mit einem Maximum von Kraft angezogen, in den progressiv weiter entfernten Schichten wird diese Anziehung immer geringer und in der äußersten Schicht ist in einem gerade mit Wasser gesättigten Boden die molekulare Anziehung eben nur so groß, um das Wasser am Abtropfen zu hindern. Bei Verschwinden des Wassers an der Stelle α wird also bei β, γ, δ etc. vorzugsweise die äußerste Schicht der Wassersphären in Bewegung geraten, weil sie die am wenigsten festgehaltene, also die am leichtesten zu bewegende ist. — Je mehr Wasser das Haar bereits aufgenommen hat, desto dünner sind die Wassersphären des ganzen Systems und desto größer ist die Kraft, womit die nun äußerste Elementarschicht festgehalten wird; desto größer müssen also auch die Kräfte sein, welche das Wasser in die Wand des Haares hineinsaugen und desto schwieriger und langsamer wird sich eine Störung von α aus bis β, γ, δ fortpflanzen. Es kann endlich ein Zustand der Wasserhüllen eintreten, wobei deren sämtliche Elementarschichten von den Bodenteilchen so fest gehalten werden, daß kein Wasser mehr in das Wurzelhaar eintreten kann."

Ist dieser Zustand der Trockenheit im Boden erreicht, so müssen die oberirdischen Teile der Pflanze offenbar selbst dann welken, wenn sie an der Wasserdampfabgabe möglichst verhindert sind. Ein solches Welken trat in den Versuchen von Sachs an Tabakpflanzen, deren Blätter im feuchten Raum im Dunkeln sich befanden, in verschiedenen Bodenarten bei verschiedenem Wassergehalt ein. Die folgende Tabelle gibt darüber näheren Aufschluß.

Bodenart	Ursprünglich in 100 g Trockengewicht enthaltenes Wasser in g	Wassergehalt in g beim Welken der Pflanze
Sand und Humus gemischt .	46,0	12,3
Lehm	52,1	8,0
Grober Quarzsand	20,8	1,5

Es waren also im ersteren Fall 12,3; im zweiten 8 und im dritten 1,5 g Wasser in 100 g Boden verblieben, die für die Pflanze nicht zugänglich waren. Eben so viel Wasser verbleibt ungefähr dem Boden, wenn er an der Luft austrocknet.

Welches ist nun die Kraft, durch welche das Wurzelhaar die Adhäsion des Wassers an die Bodenpartikelchen zu überwinden vermag? Nach den Kenntnissen, die wir über die osmotischen Eigenschaften der Einzelzelle gewonnen haben, werden wir keinen Augenblick daran zweifeln, daß diese Kraft eine osmotische ist. In der Tat läßt sich

mit Hilfe der Plasmolyse leicht ein osmotischer Druck in den Wurzelhaaren nachweisen. Durch ihn wird, wie wir gesehen haben, die Zellwand so lange gedehnt, bis ihre elastische Kraft dem Turgordruck gleich kommt; in den durch die Dehnung der Wand vergrößerten Raum der Zelle aber wird Wasser eingesogen, wie durch eine Saugpumpe. Der Zellsaft wird dabei zunächst dem Protoplasma Wasser entziehen; dieses sucht vermöge seiner Quellungskraft neues Wasser zu gewinnen und entzieht es der Membran; dann muß also in der Membran weniger Wasser enthalten sein, als ihrer Quellungsfähigkeit entspricht, und dementsprechend saugt nun die Membran das Adhäsionswasser auf, von dem wir oben gesprochen haben.

Wenn nun das Wurzelhaar das Wasser, das es osmotisch aufnimmt, behält, dann muß die Wasserbewegung nach einer gewissen Zeit, nach Herstellung des Gleichgewichts, zur Ruhe[1]) kommen. Namentlich durch die Transpiration der oberirdischen Teile, aber auch durch andere Vorgänge wird aber bei der normalen Landpflanze der Wurzelepidermis fortgesetzt wieder Wasser entzogen und deshalb dauert der Wassereinstrom in sie immer fort. Findet er in genügender Intensität statt, so daß er den Transpirationsverlust ersetzen kann, so bleibt der Wassergehalt der Pflanze unverändert; mit der Zunahme der Trockenheit im Boden wird aber, wie wir sahen, die Wasseraufnahme sehr erschwert und dann tritt Welken der Pflanze ein.

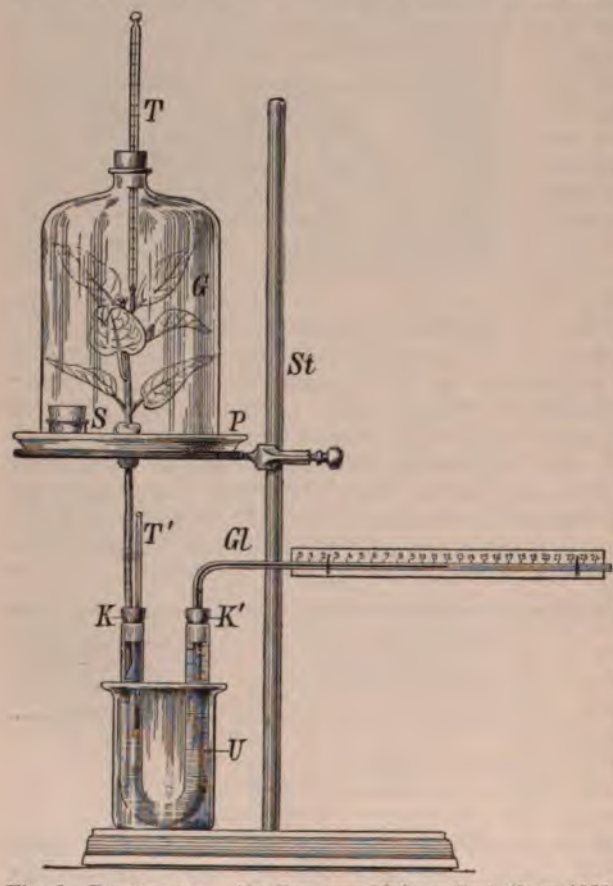


Fig. 6. Potetometer. Aus Detmers kleinem Praktikum 1903.

Doch nicht nur der Wassergehalt des Bodens, auch andere äußere Faktoren beeinflussen die Wasseraufnahme der Wurzel in recht bedeutendem

[1]) In Wirklichkeit handelt es sich wohl nicht um ein völliges Aufhören von Wasserströmungen, sondern nur um einen stationären Zustand, in dem die osmotische Einfuhr von Wasser der durch den Druck der Membran bewirkten Ausfuhr gleich ist.

Maße. So ist schon lange bekannt, daß eine niedrige Temperatur von + 4° bis 2° C gewisse Pflanzen, wie z. B. Tabak und Kürbiß zum Welken bringen (Sachs 1860) und bei längerer Einwirkung töten; die niedrige Temperatur wirkt aber sehr häufig nicht direkt, sondern durch Hemmung in der Wasseraufnahme verderblich auf die Pflanze (Kihlmann 1890). Streng genommen beweist aber das Welken nicht eindeutig eine Verringerung in der Wasseraufnahme, es könnte auch irgendwo in der Leitung eine Störung eingetreten sein; jedenfalls wird man wünschen, die Beeinflussung der Wasseraufnahme durch die Temperatur direkt erwiesen zu sehen. Kosaroff (1897), dem wir diesbezügliche Versuche verdanken, bediente sich eines einfachen Apparates, der unter dem Namen Potetometer bekannt ist und der uns auch späterhin noch gute Dienste leisten wird. Das Prinzip dieses Apparates wird durch die Figur 6 erläutert. In die U-Röhre ist durch den Kork *K* ein Pflanzenstengel luftdicht eingefügt; auf der anderen Seite geht durch den Kork *K'* eine Glaskapillare (*Gl*), die bald umbiegt und vor einer Skala horizontal verläuft. Jede Wasseraufnahme durch die Pflanze gibt sich an einem Zurückweichen des Wasserfadens vor der Skala zu erkennen. Der Apparat kann dadurch verbessert werden, daß man anstatt der U-Röhre ein größeres Gefäß nimmt, in dem das Wurzelsystem einer in Wasserkultur erwachsenen Pflanze (vgl. Vorl. 7) Platz findet. Auch kann man durch einen passend angebrachten Trichter mit Hahn von Zeit zu Zeit das verlorene Wasser im Apparat ersetzen und so die Versuche über längere Zeit ausdehnen.

Befand sich nun das Wurzelsystem von Phaseolus multiflorus in diesem Apparat bei 20,8° C, so konnte Kosaroff jeweils in 20 Minuten den Meniskus in der Kapillare um 210 mm vorrücken sehen; bei 0° bewegte er sich nur um 140 mm. Aehnlich verliefen andere Versuche. Die bei 0° aufgenommene Wassermenge beträgt nur $^3/_4$ oder $^2/_3$ von der bei ca. 20° C aufgenommenen.

Wie ist das zu erklären? — Wenn wir uns die Transpiration einmal unterbrochen denken, dann wird es immer einer gewissen Zeit bedürfen, bis sich die Wurzelzelle im osmotischen Gleichgewicht befindet, bis sie so viel Wasser aufgenommen hat, als ihrer osmotischen Saugung entspricht. Die Menge, die sie schließlich bei Herstellung des Gleichgewichts aufgenommen haben wird, ist bei 0° und bei 20° praktisch dieselbe[1]); aber die Zeit, die verläuft, bis dieser Zustand hergestellt ist, hängt sehr wesentlich von der Temperatur ab. Rysselberghe (1901) hat durch Beobachtung der Plasmolyse und des Rückgangs derselben die Zeit, welche die Wasserbewegung durch das Protoplasma in Anspruch nimmt, für verschiedene Objekte bestimmt und ist dabei zu folgenden Resultaten gekommen:

Temperatur	0°	6°	12°	16°	20°	25°	30°
Geschwindigkeit der Wasserbewegung	1	2	4,5	6	7	7,5	8

Bei 30° ist also die Wasserbewegung 8mal so schnell als bei Null. Das scheint auf den ersten Blick merkwürdig und es stimmt auch nicht überein mit dem Verhalten einer Pfeffer'schen osmotischen Zelle; die Ferrocyankupfermembran zeigt bei verschiedenen Tempera-

[1]) Tatsächlich ändert sich der osmotische Druck in analoger Weise wie der Gasdruck mit der Temperatur; da diese Aenderung von $^1/_{273}$ pro Grad physiologisch nicht in Betracht kommt, so gehen wir hierauf nicht näher ein.

turen kein so ungleiches Verhalten. Dennoch denkt Rysselberghe an rein physikalische Ursachen und er macht z. B. darauf aufmerksam, daß auch Gelatine, je nach der Temperatur, schon recht beträchtliche, aber doch noch immer kleinere Unterschiede als das Protoplasma in dem Widerstand zeigt, den sie dem Wasserdurchtritt entgegensetzt. Trotz dieses Hinweises auf die Gelatine scheint es uns wahrscheinlich, daß die Beteiligung des Protoplasmas an der Wasseraufnahme kein so ganz einfacher physikalischer Prozeß ist. Auffallend ist schon, daß zwischen 20 und 30° die Geschwindigkeit des Wasserdurchtrittes nur noch langsam zunimmt; es wäre wünschenswert gewesen, daß Rysselberghe auch höhere Temperaturen in den Kreis seiner Untersuchung gezogen hätte, denn wir werden im Verlaufe dieser Vorlesungen sehr häufig sehen, daß die Lebenstätigkeit der Pflanze mit dem Steigen der Temperatur an Intensität zunimmt, oberhalb einer gewissen Temperatur aber, die zwischen 30 und 45° zu liegen pflegt, wieder abnimmt. Es kommen gewisse Beobachtungen Kosaroffs dazu, die unsere Bedenken steigern. Wird durch die Erde gesunder Topfpflanzen ein Strom von Kohlensäure oder von Wasserstoff geschickt, so tritt bald Welken ein, es wird somit die Wasseraufnahme gerade wie durch niedrige Temperatur herabgesetzt; dieser Erfolg ist eventuell schon nach einer Stunde zu bemerken und in der Zeit kann eine Abtötung durch die Kohlensäure kaum erfolgt sein. Der Wasserstoff wirkt langsamer; für ihn wissen wir aber ganz bestimmt, daß er an und für sich unschädlich ist und nur durch Verdrängung des Sauerstoffs wirkt. Es scheint demnach durch diese Versuche erwiesen, daß mit Unterdrückung der Sauerstoffzufuhr zur Wurzel die Wasseraufnahme herabgesetzt wird. Der Sauerstoff aber ist, wie wir später sehen werden, für eine große Reihe von Lebensprozessen ein unentbehrlicher Faktor, während er für die Diffusion von Wasser durch eine tote Membran nicht in Betracht kommen dürfte. So werden wir zu der Vermutung gedrängt, daß das Leben des Protoplasmas bei der Wasseraufnahme eine große, aber noch unbekannte Rolle spielt. Aus der von Kosaroff festgestellten Tatsache, daß tote Wurzeln weniger Wasser aufnehmen, könnte man das noch nicht schließen, denn mit dem Abtöten werden ja zweifellos auch rein physikalische Aenderungen in der Plasmahaut eintreten.

Biologisch ist es von großem Interesse, daß verschiedene Pflanzen nicht gleichmäßig durch niedere Temperatur in der Wasseraufnahme geschädigt werden; manche können selbst aus gefrorenem Boden noch Wasser aufnehmen (Kosaroff 1897).

Die Wurzel ist das normale Organ für die Wasseraufnahme unserer gewöhnlichen Landpflanzen, und dementsprechend gehen diese nach der Zerstörung der Wurzel ausnahmslos infolge Wassermangels zugrunde, auch wenn ihre Sprosse durch Regen und Tau häufig benetzt werden. Daraus darf man aber doch nicht den Schluß ziehen, daß den oberirdischen Organen überhaupt die Fähigkeit abgehe, Wasser aufzunehmen. Die Zellen der Blattepidermis z. B. enthalten, so gut wie die der Wurzelepidermis, osmotisch wirksame Stoffe in ihrer Vakuole, sie müssen also auch auf osmotischem Wege Wasser aufnehmen können, wenn nur die Außenwand für Wasser permeabel ist, und wenn nennenswerte Wasseransammlungen nach Regen oder Tau auf dem Blatt stattfinden können. Nicht selten aber bedingt schon Form und Stellung der Blätter (Stahl 1893) ein schnelles Ab-

laufen des Wassers, rasche Trockenlegung der Blattspreite; ebenso kann nach Stahls (1897) Untersuchungen durch die Stellung der Blätter eine Taubildung vermieden oder vermindert werden (vgl. Vorl. 39); schließlich finden sich auch mancherlei anatomische Einrichtungen, so vor allem die Wachsüberzüge, die die Blätter unbenetzbar machen. Das alles sind Vorkommnisse von beschränkter Verbreitung, generell aber unterscheiden sich die oberirdischen Pflanzenteile von den unterirdischen durch die Ausbildung der äußersten Schicht der Zellwand, der Kutikula. Diese Kutikula tritt an den Stengeln und Blättern nicht nur in größerer Dicke, sondern auch in abweichender physikalischer und vermutlich auch chemischer Beschaffenheit auf. Nur die Kutikula der Sprosse ist bisher genauer untersucht (eine eingehendere Untersuchung der Wurzelkutikula wäre sehr erwünscht)[1]) und man hat gefunden, daß sie aus einer Substanz besteht, die dem Kork sehr ähnlich ist und die mit ihm die physikalische Eigenschaft teilt, in Wasser wenig quellbar zu sein und dementsprechend auch nur wenig Wasser durchzulassen; die Wurzelkutikula dagegen ist sehr permeabel für Wasser und quillt in ihm zu einer gallertigen Masse auf (Schwarz 1883). Ganz impermeabel für Wasser scheinen aber selbst die schwerbenetzbaren und stark kutikularisierten Membranen von Sedum Fabaria nicht zu sein, denn Wiesner (1882) konnte eine Wasseraufnahme experimentell durch Wägung nachweisen, wenn die Blätter dieser Pflanze in Wasser getaucht wurden. Auch zeigt ein alter Versuch (Hales 1748, S. 78), den man leicht ohne weitere Hilfsmittel wiederholen kann, eine Wasseraufnahme durch die Blätter direkt an. Taucht man einen Teil eines abgeschnittenen beblätterten Zweiges in Wasser und läßt die Schnittfläche und die übrigen Blätter an der Luft, so müssen die letzteren fortfahren zu transpirieren. Bleiben sie trotz der Wasserabgabe eventuell tagelang turgeszent, so beweist das, daß die untergetauchten Blätter so viel Wasser aufnehmen können, als die anderen verdunsten. Es wird nun bei einer bestimmten Pflanze ganz von dem Zahlenverhältnis der aufnehmenden zu den abgebenden Blättern abhängen, ob der Versuch glückt oder nicht. Wiesner (1882) tauchte nur die Spitzen von abgeschnittenen Rebenzweigen mit einigen jungen Blättern in Wasser, während mehrere ältere Blätter an der Luft transpirierten. Unter diesen Umständen trat ein überraschender Erfolg ein: die Spitzen der Triebe welkten, obwohl sie im Wasser standen, die an der Luft befindlichen Blätter aber blieben turgeszent. Es genügen eben die durch die Spitzen aufgenommenen Wassermengen in diesem Fall nicht zur Deckung des Transpirationsverlustes; die älteren Blätter entziehen den Zellen der Zweigspitzen Wasser und bringen diese, obwohl sie sich in Wasser befinden, zum Welken. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß auch oberirdische Pflanzenteile Wasser aufnehmen können, und es wäre leicht, aus der vorliegenden Literatur noch Beweise dafür anzuführen, daß nicht nur Laubblätter und junge Stengel, sondern auch Knospenschuppen und ältere Zweige, an denen die Kutikula durch den noch weniger permeabelen Kork ersetzt ist, Wasser aufnehmen (Kny 1895). Bei unseren gewöhn-

[1]) Eine solche ist inzwischen durch Kroemer 1903 (Bibl. botanica, Heft 59) im Marburger Institut ausgeführt worden. Das Resultat ist, daß die Wurzelepidermen strukturell und chemisch sehr verschieden gebaute Außenwände besitzen, daß aber eine echte Kutikula wie bei Stamm- und Blattepidermen durchaus fehlt.

lichen Landpflanzen ist aber selbst während einer Regenperiode die Menge des so gewonnenen Wassers durchaus unzureichend, um die Transpirationsverluste zu decken und deshalb ist die Wasseraufnahme durch den Sproß praktisch ohne Bedeutung. In tropischen Gegenden aber mit großer Niederschlagsmenge, häufigen Regengüssen und größerer Luftfeuchtigkeit existieren zahllose Pflanzen, die mit dem Erdboden gar nicht in Berührung kommen, also Wasser nur aus der Luft aufnehmen können; es sind das die in den Kronen der Bäume lebenden Epiphyten, deren biologische Eigentümlichkeiten uns besonders durch Schimper (1888) und Goebel (1889) in anziehendster Weise geschildert worden sind. Indem wir auf die Werke dieser Forscher verweisen, müssen wir uns hier auf die Anführung einiger weniger Beispiele beschränken. Bei manchen dieser Epiphyten, so bei Araceen und Orchideen, werden lange Luftwurzeln ausgebildet, deren Funktion in der Aufnahme von Wasser aus der Luft besteht. Die Struktur dieser Wurzeln weicht weit ab von derjenigen gewöhnlicher Erdwurzeln; anstatt einer Wurzelhaare produzierenden einschichtigen Epidermis finden wir einen mehrschichtigen Mantel von Zellen, die frühzeitig ihr Protoplasma verloren haben und nun lufterfüllte Hohlräume bilden, die untereinander und mit der Außenwelt durch Poren in Verbindung treten. Trifft Regen auf diese Wurzelhülle, so werden die einzelnen Regentropfen von ihr wie von einem Schwamm aufgesaugt und das Wasser tritt an die Stelle der Luft in die Hohlräume der Zellen; von dort wird es dann weiter an die lebenden Zellen der Wurzelrinde abgegeben. — Bei anderen Epiphyten treten die Wurzeln an Mächtigkeit sehr zurück und dienen nur noch der Befestigung der Pflanze am Substrat; die Wasseraufnahme wird ausschließlich durch die Blätter vermittelt. In höchst auffallender Weise geschieht dies z. B. bei vielen Bromeliaceen. Hier sind die Blätter häufig rosettenförmig angeordnet und umschließen mit ihren Basen einen trichterförmigen Raum, in dem sich wie in einer Zisterne das Regenwasser ansammelt. Haare von eigenartiger Organisation, total verschieden von den Wurzelhaaren, absorbieren dann das im Trichter angesammelte Wasser. Schimper hat exakt nachgewiesen, daß das aus den Trichtern aufgenommene Wasser den Transpirationsverlust bei diesen Pflanzen vollkommen deckt, während ihre Wurzeln nicht imstande sind, Wasser in genügender Menge zu liefern. Dementsprechend haben denn auch solche Formen, die mit besonderen Haftvorrichtungen versehen sind, die Wurzeln ganz verloren. Das berühmteste Beispiel dieser wurzellosen epiphytischen Bromeliaceen ist Tillandsia usneoides, deren lange, graue, schweifförmige Büschel im tropischen und subtropischen Amerika in solchen Massen auftreten, daß sie das Laub der Bäume unsichtbar machen. „Den ersten Ursprung eines Schweifes bildet in der Regel ein einzelner, durch den Wind abgerissener Zweig, der, auf einen anderen Ast gefallen, denselben umwindet und zahlreiche Seitensprosse entwickelt, die sich teilweise wie der Muttersproß verhalten, zum größten Teil jedoch ganz frei in der Luft hängen.“ Die Blätter dieser Tillandsia bilden keinen Sammeltrichter, sie sind überhaupt nicht in einer Rosette angeordnet, sondern sie stehen vereinzelt am Stengel und sind zudem klein und unscheinbar; dafür ist aber die ganze Pflanze mit wasserabsorbierenden Haaren bedeckt, wie sie bei anderen Formen an der Blattbasis auftreten, und durch

diese Haare bekommt sie das graue Aussehen. Habituell gleicht ein solcher Epiphyt, wie schon der Speziesname „usneoides" sagt, gewissen einheimischen von den Bäumen herabhängenden Flechten. Das erinnert uns daran, daß auch in unserem Klima Epiphyten vorkommen, die allerdings fast ganz auf niedrig stehende Pflanzen, Moose und Flechten, beschränkt sind. Was diese Pflanzen vor den höheren voraushaben und was sie befähigt, trockene Jahreszeiten bei uns zu überstehen, das ist nicht etwa ein besonders sparsames Wirtschaften mit dem einmal aufgenommenen Wasser, sondern die Fähigkeit, das Austrocknen ertragen zu können, eine Fähigkeit, die übrigens keineswegs bloß auf die epiphytischen Formen beschränkt ist. Diese Pflanzen können oft so trocken zu werden, daß man sie pulverisieren kann, und doch haben sie ihre Lebensfähigkeit nicht eingebüßt, beginnen vielmehr, so wie sie vom ersten Regentropfen getroffen werden und diesen begierig aufgesogen haben, zu neuem Leben zu erwachen. Vielleicht gibt es kein besseres Beispiel, die Lebensweise solcher Organismen zu charakterisieren, als die an dem Stein eines Hauses oder auf einem nackten Felsen wachsende Krustenflechte, die oft in Monaten nur für einige Stunden oder Tage die zur Ausführung der Lebensfunktionen nötige Wassermenge erhält und dazwischen von der Sonnenglut ausgedürrt wird. Aber nicht nur die Austrocknungsfähigkeit ist für diese Pflanzen von größter Wichtigkeit, auch ihre Fähigkeit, das nach langer Dürre an sie kommende Wasser sofort aufnehmen zu können, ist von Bedeutung; es bleiben eben ihre Membranen auch im lufttrockenen Zustande leicht benetzbar, sie werden nicht wie der Staub auf unseren Straßen durch den Wasserverlust unfähig, rasch wieder Wasser aufzunehmen. Durch diese Eigenschaften spielen Moose und Flechten eine so enorme Rolle im Haushalte der Natur, indem sie den Regen aufspeichern. So bilden diese Pflanzen lebendige Wasserreservoire, deren Inhalt für lange Zeit anderen Organismen zugute kommen können. Ohne in Details einzugehen, wollen wir nur noch erwähnen, daß andere Epiphyten, die eine Austrocknung nicht ertragen können, zunächst einmal von allen zeitweise trockenen Standorten ganz ausgeschlossen sind; außerdem müssen sie entweder mit dem Wasservorrat, den sie in Regenzeiten aufgenommen haben, sehr wirtschaften, d. h. sie müssen ihre Transpiration sehr einschränken, oder sie müssen besondere Wasserspeicher ausbilden, wie sie in der Tat durch Schimper und Goebel und schon früher von anderen Forschern in reichster Formenmannigfaltigkeit nachgewiesen worden sind.

Literatur zu Vorlesung 3.

Freidenfelt. 1902. Flora **91**, 115.
Goebel. 1886. Ber. D. botan. Ges. 4, 249. 1887. Botan. Ztg. **45**, 717.
— 1889. Biologische Schilderungen. Marburg.
Haberlandt, F. 1877. Wissensch.-prakt. Unters. auf d. Geb. d. Pflanzenbaues **2**, 158.
Hales. 1748. Statick der Gewächse. Halle.
Hellriegel. 1883. Beitr. z. d. naturw. Grundlagen des Ackerbaues. Braunschweig.
Höhnel. 1879. Wollnys Forschungen a. d. Geb. der Agrikulturphysik **2**, 398.
Jost. 1887. Bot. Ztg. **45**, 601.
Karsten. 1892. Bibliotheca botanica, Heft 22.
Kihlmann. 1890. Pflanzenbiol. Studien aus Russisch Lappland.
Kny. 1895. Berichte D. bot. Ges. **13**, 361.
— 1898. Ber. D. bot. Ges. **16**, 216.
Kosaroff. 1897. Einfl. äuß. Faktoren auf d. Wasseraufnahme. Diss. Leipzig.

Kraus, C. 1892. Wollnys Forsch. auf d. Geb. d. Agrikulturphysik **15.**
Mayer, Ad. 1901. Agrikulturchemie, 5. Aufl., II, 1, 154.
Nobbe. 1872. Landw. Versuchsstationen **15,** 391.
— 1875. Tharandter forstl. Jahrb. 201.
Ramann, E. 1893. Forstl. Bodenkunde u. Standortslehre. Berlin.
Rysselberghe. 1901. Bull. Acad. Belg. (Sciences) 1901, Nr. 3. (Recueil Inst. bot. d. Brux. **5,** 209.)
Sachs. 1860. Bot. Ztg. **18,** 123.
— 1865. Handb. d. Exp.-Physiol. (Hofmeister, Handb. d. phys. Bot. 4). Leipzig.
— 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
Schimper. 1888. D. epiphytische Vegetation Amerikas. Jena.
Schuhmacher. 1867. Jahresb. f. Agrik.-Chemie 83.
Schwarz, F. 1883. Unters. aus d. bot. Instit. Tübingen **1,** 135.
Stahl. 1893. Annales Jard. Buitenzorg **11,** 98.
— 1897. Botan. Ztg. **55,** 71.
Wacker. 1898. Jahrb. wiss. Bot. **32,** 71.
Wiesner. 1882. Sitzungsberichte Wiener Akad. **86,** 40.
Wollny. 1897. Forsch. auf d. Geb. d. Agrikulturphysik **20,** 52.

Vorlesung 4.

Die Transpiration.

Wir kehren jetzt von den Epiphyten wieder zu den gewöhnlichen Landpflanzen zurück, als deren typische Vertreter unsere Bäume und landwirtschaftlichen Kulturpflanzen gelten können. Der Boden liefert ihnen das nötige Wasser und sie nehmen es mit der Wurzel auf. Nun handelt es sich darum, den entgegengesetzten Prozeß, die Abgabe von Wasser durch die Transpiration der oberirdischen Teile, besonders der Blätter, etwas genauer zu studieren.

Die Existenz eines solchen Vorganges leuchtet auch ohne besondere Beweise ein, denn wie eine freie Wasseroberfläche, ein mit Wasser vollgesaugter Schwamm oder ein angefeuchteter Erdboden an die nicht dunstgesättigte Atmosphäre Wasserdampf abgeben, so muß es auch ein normalerweise stets reichlich mit Wasser imbibierter Pflanzenkörper tun. Und da unter den in der Natur bestehenden Bedingungen nicht immer für sofortigen Ersatz des verdunsteten Wassers gesorgt ist, so muß ein der Transpiration ausgesetzter Pflanzenteil Schwankungen im Wassergehalt aufweisen, die oft so bedeutend sind, daß sie jedermann in die Augen fallen. Wer hätte nicht schon nach einem heißen Julitag Kräuter und selbst Bäume mit welken Blättern und Blüten gesehen? Das Welkwerden ist nichts anderes als die durch Wasserverlust bedingte Aufhebung der osmotischen Dehnung der Zellwände und damit der Straffheit der Gewebe. So lange dieser Wasserverlust gewisse Grenzen nicht überschritten hat, kann durch neuen Wassernachschub wieder normale Turgeszenz hergestellt werden, und so sehen wir nicht selten während der Nacht, wenn die Transpiration durch niedrigere Temperatur herabgesetzt ist, auch die Blätter wieder straff werden. Aus diesen Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens, ferner aus dem Umstand, daß man durch Beschattung einer Pflanze auch wohl durch rechtzeitiges Begießen das Welken ver-

hindern kann, geht auch für den Laien die Bedeutung äußerer Verhältnisse für die Größe der Transpiration hervor. Ehe wir aber zu Untersuchungen übergehen, inwieweit die Pflanzen selbst, inwieweit die äußeren Faktoren von Einfluß auf die Transpiration sind, werden wir uns nach den Methoden des Nachweises dieses Vorganges umsehen, nach feineren Methoden, die auch geringe Wasserverluste der Pflanze aufzudecken vermögen und nicht nur aus der mit Welken verbundenen extremen Wasserabgabe Schlüsse zu ziehen erlauben.

Dank der zahlreichen Experimentaluntersuchungen über die Transpiration, die seit Hales (1748) bis in die letzte Zeit erschienen sind (vgl. Burgerstein 1887—1901) kennen wir solcher Methoden so viele, daß wir uns in deren Aufzählung recht beschränken müssen. In einfacher und anschaulicher Weise kann die Wasserdampfabgabe von seiten der Pflanze durch das Beschlagen einer über sie gestülpten Glasglocke, die niedrig temperiert sein muß, demonstriert werden. Das Beschlagen erfolgt aus denselben Gründen, aus denen sich eine Fensterscheibe beschlägt, wenn man sie anhaucht; es tritt an dem kälteren Medium kurz gesagt Taubildung auf. — Der exakteste, gleichzeitig auch quantitative Nachweis der Transpiration ist mit Hilfe der Wage zu erbringen. Wenn man durch geeignete Vorrichtungen dafür sorgt, daß nur die Pflanze selbst, nicht auch die Erde, in der sie wurzelt, Wasser abgeben kann, so wird man den etwa von Stunde zu Stunde ermittelten Gewichtsverlust direkt als Wasserverlust betrachten dürfen. Zwar spielen sich in der Pflanze auch noch andere Prozesse ab, die eine Aenderung des Gewichtes bedingen, doch treten sie quantitativ stark zurück hinter den durch Wasserbewegungen bedingten Gewichtsänderungen. Mit Hilfe der Wage sind hauptsächlich die Angaben über die Größe der Transpiration gewonnen, die wir S. 31 angeführt haben. Eine dritte Methode, die außerordentlich handlich und gleichzeitig weithin demonstrabel ist, beruht auf der Farbenänderung, die manche Substanzen durch Wasseraufnahme erfahren. Stahl (1894), dem wir die Ausarbeitung dieses Prinzips zu einer vortrefflichen Untersuchungsmethode verdanken, bedient sich des Kobaltchlorids, mit dessen Lösung Filtrierpapierstreifen getränkt werden. Das so gewonnene „Kobaltpapier" ist in trockenem Zustand tiefblau und rötet sich bei Wasserzutritt. Zur Anstellung der „Kobaltprobe" legt man ein kleines Stück blauen Kobaltpapiers auf das bezüglich seiner Transpirationsgröße zu untersuchende Objekt, etwa ein Blatt und bedeckt es, um den Einfluß der Luftfeuchtigkeit zu eliminieren, mit einer Glasplatte. Jenachdem das Blatt dann viel oder wenig Wasserdampf abgibt, kann das Papier schon nach einigen Sekunden, oder erst nach Stunden, oder eventuell erst nach Tagen verfärbt sein. Anstatt der Farbenänderung kann man auch die Bewegungen hygroskopischer Körper (Gelatine Benecke 1899, Erodiumgranne Darwin 1898) zum Transpirationsnachweis benutzen.

Eine Anzahl Autoren, z. B. Vesque (1877), Moll (1884), Bonnier und Mangin (1884), Kohl (1886) haben sich auch des S. 38 abgebildeten Potetometers zum Transpirationsnachweis bedient. Man wird sich erinnern, daß mit diesem Apparat die Menge des aufgenommenen, nicht die des abgegebenen Wassers gemessen wird. Wenn man aber die Transpiration in mäßigen Grenzen hält, dann kann man diese beiden Mengen als gleich betrachten, es wird durch die Wasseraufnahme gerade der Verdunstungsverlust gedeckt. Dann hat aber die

Methode mancherlei Vorzüge; sie ist sehr anschaulich, bei Verwendung von gefärbtem Wasser in der Kapillare auch weithin sichtbar, und sie ist sehr bequem, wenn es sich darum handelt, den Einfluß äußerer Faktoren auf die Transpiration zu studieren; übrigens braucht man nicht Pflanzen mit der Wurzel zu verwenden, auch abgeschnittene Zweige genügen.

Studieren wir nun mit einem dieser Hilfsmittel zunächst den Einfluß, den die Struktur der Pflanze auf die Transpiration ausübt. Man wird ohne näheren Beweis die Außenwände der Epidermiszellen als die Orte der Pflanze betrachten, die in erster Linie für die Abgabe von Wasserdampf in Betracht kommen. Wie alle Zellwände sind auch sie mit Quellungswasser imbibiert, das mit einer gewissen Kraft festgehalten wird; für jede durch Verdunstung verlorene Wassermenge sucht dann die Zellwand Ersatz zu schaffen, indem sie vom Quellungswasser des Protoplasmas aufnimmt; vom Protoplasma aber pflanzt sich die Wasserbewegung auf den Zellsaft fort. Auch dieser hält das Wasser fest, und so kommt es, daß schon vermöge der osmotischen Energie des Zellsaftes und der Quellungsenergie der Membran sowie des Plasmas die Oberfläche einer Pflanze weniger Wasserdampf abgibt als eine gleichgroße Wasseroberfläche unter sonst gleichen Bedingungen.[1]) Es wirkt aber noch eine spezielle Einrichtung im gleichen Sinne, also transpirationshemmend, nämlich die schon bei der Wasseraufnahme besprochene Kutikula. Da sie nur wenig oder gar kein Wasser zu imbibieren vermag, so wirkt sie wie eine dünne Oelschicht, die über eine Wasserfläche ausgebreitet ist. Es ist schon oben auf die Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Kutikula hingewiesen worden, die naturgemäß nicht nur bei der Wasseraufnahme, sondern auch bei der Abgabe von größter Bedeutung ist. So ist die dünne und gallertige Außenwand der Wurzel und der submersen Pflanzen so leicht für Wasser permeabel, daß die betreffenden Pflanzenteile an der Luft rasch welken und vertrocknen. Und von diesem Extrem bis zu seinem Gegenstück, der dicken und so gut wie impermeabelen Kutikula derber, lederartiger Blätter finden sich alle nur denkbaren Uebergänge. Um aber auch einen zahlenmäßigen Begriff von der Wirkung der Kutikula zu geben, seien einige Versuche Boussingaults (1878) angeführt. Er prüfte die Transpiration von Aepfeln, die teils mit normaler Kutikula versehen waren, teils durch Schälen der Kutikula beraubt waren. Pro Stunde verlor ein Quadratzentimeter des normalen Apfels 0,005 g Wasser, des geschälten 0,277 g, also 55 mal so viel.

Derartige Versuche setzen eine Kutikula voraus, die ohne sichtbare Lücken in kontinuierlicher Schicht den betreffenden Pflanzenteil überzieht, und so findet sich die Kutikula durchaus nicht immer. In sehr vielen Fällen ist sie von zwar mikroskopisch kleinen, aber meist sehr zahlreichen Löchern durchbohrt; der lückenlose Schluß, der im allgemeinen zwischen den Epidermiszellen besteht, ist an besonderen Organen, den sog. Spaltöffnungen (Stomata) unterbrochen. Jede Spaltöffnung (Fig. 7) besteht aus zwei Zellen (Schließzellen), die sich schon

[1]) Aubert (1892) fand, wenn er die Verdunstung einer Wasserfläche in der Zeiteinheit zu 1000 setzte, die Verdunstung der gleichgroßen Fläche einer verdünnten Lösung von Gummi = 843, von Aepfelsäure = 837, von Glykose = 773. Eine Opuntia aber gab nur 10 Teile Wasser ab.

durch ihre gekrümmte Form von den anderen Epidermiszellen unterscheiden. Indem diese Zellen die Konkavseiten ihrer Krümmung einander zukehren, lassen sie eine kleine „Spalte“ frei, und diese mündet einerseits da über ihr keine Kutikula ausgespannt ist, frei in die Atmosphäre, andrerseits führt sie zu einem großen Interzellularraum, der unter dem Namen „Atemhöhle“ (s. Fig. 7 *B*) bekannt ist und der in direkter Kommunikation mit den Interzellularen steht, die zwischen den Binnenzellen des Pflanzenkörpers verlaufen. Die Interzellularen des Pflanzeninnern stellen nun aber im großen und ganzen nicht ringsum von Zellen eingeschlossene Hohlräume dar, sondern sie bilden, indem sie miteinander in Verbindung treten, ein System kommunizierender, lufterfüllter Kammern und Kanäle, das Durchlüftungssystem der Pflanze; durch die Spaltöffnungen steht dieses in direkter Verbindung mit der Atmosphäre. Die Spaltöffnungen, die „Ausfuhrgänge des Durchlüftungssystems“ gestatten also Gasen jeder Art den Eintritt in die Pflanze, wie auch den Austritt aus ihr und tief im Innern gelegene Zellen können mit ihrer Hilfe in direktem Gasaustausch mit der Atmosphäre stehen. Von der Bedeutung der Interzellularen und der Spaltöffnungen für den Gaswechsel der Pflanze kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein abgeschnittenes Blatt einer beliebigen Pflanze in Wasser stellt und dafür sorgt, daß der Luftdruck, der auf dem untergetauchten Stielende lastet, kleiner ist, als der auf der Blattlamina ruhende. Schon bei ganz geringer Druckdifferenz — in manchen Fällen kann man sie schon durch Saugen mit dem Munde erzielen — sieht man aus dem Stiel einen kontinuierlichen Strom von Luftblasen entweichen. Daß diese Luft ihren Eintritt in die Pflanze durch die Spaltöffnungen genommen hat, zeigt sich sofort, wenn man diese durch Vaseline oder Talg verstopft: der Blasenstrom hört momentan auf. — Nur nebenbei sei erwähnt, daß neben den Spaltöffnungen auch noch andere Ausfuhrgänge des Durchlüftungssystems der Pflanze bekannt sind. („Pneumachoden“; vgl. Haberlandt 1896.)

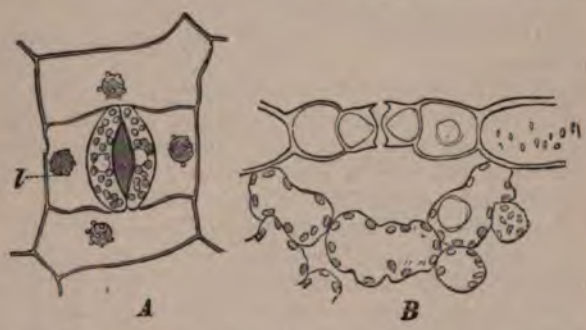


Fig. 7. Epidermis der Blattunterseite von Tradescantia virginica. *A* von außen; in der Mitte die zwei Schließzellen. *B* im Querschnitt; unter der Spalte der Schließzellen „die „Atemhöhle“; an diese schließt sich chlorophyllführendes Parenchym an. Vergr. 240. (Aus „Bonner Lehrbuch.“)

Im Augenblick interessiert uns nun aber von dem Gaswechsel, der sich durch die Spaltöffnungen vollziehen kann, nur die Abgabe von Wasserdampf. Aus der geschilderten Struktur der Pflanze folgt, daß es neben der Transpiration der Epidermiszellen gewissermaßen noch eine „innere Transpiration“ geben muß, da ja jede irgendwo an einen Interzellularraum angrenzende Zelle an diesen Wasserdampf abgeben kann; die nächste Folge dieser inneren Transpiration wird nun lediglich die vollkommene Dampfsättigung der Interzellularluft

sein. Zu einem Wasserverlust für die Gesamtpflanze kommt es erst, wenn aus der Interzellularluft Wasserdampf durch die Spaltöffnungen nach außen tritt. Aus einer einzelnen Spalte freilich werden nur ganz minimale Wassermassen austreten können, denn die Spalten sind klein; die größten unter ihnen (Amaryllis) haben einen Durchmesser von 0,01—0,02 mm. Das sind also Oeffnungen von einer solchen Feinheit, daß ihnen gegenüber ein Nadelstich als großes Loch erscheint. Ihre Bedeutung für das Leben der Pflanze gewinnen demnach die Spaltöffnungen neben gewissen, später zu behandelnden Eigentümlichkeiten vor allen Dingen durch ihre große Zahl. Da, wo sie am reichlichsten auftreten, auf der Unterseite von Laubblättern, hat man 40 bis 300 auf dem Quadratmillimeter, in einzelnen extremen Fällen sogar 625 (Olea) und 716 (Brassica Rapa) gezählt. Nach Noll (1902) besitzt ein mittelgroßes Blatt von Brassica Rapa nicht weniger als 11 Millionen Stomata, das der Sonnenblume 13 Millionen. Brown und Escombe (1900) haben nachgewiesen, daß die Diffusion der Gase sich durch eine von so zahlreichen feinen Poren durchsetzte Platte mit demselben Erfolg vollzieht, als wenn die trennenden Räume zwischen den einzelnen Poren gar nicht vorhanden wären.

Man hat also zwischen einer epidermalen und interzellularen oder, wie man auch sagt, zwischen einer kutikulären und einer stomatären Transpiration zu unterscheiden und kann den Gegensatz zwischen beiden nicht selten am Verhalten der beiden Blattseiten erkennen. Zahlreiche Laubblätter führen nämlich Spaltöffnungen nur auf der Unterseite und wenn dann die Kutikula auf beiden Seiten ganz gleich ist, so kann man wohl sagen, man beobachte auf der Blattoberseite die kutikuläre, auf der Unterseite dieselbe nebst der stomatären. Mehrere Methoden, am anschaulichsten vielleicht die Kobaltprobe, demonstrieren nun aber, daß die kutikuläre Transpiration häufig so gering ist, daß man sie praktisch gleich Null setzen kann; so kann man z. B. bei Blättern von Liriodendron tulipifera ein der Unterseite angelegtes Kobaltpapier schon nach wenigen Sekunden die Farbe wechseln sehen, während unter gleichen Umständen das mit der Oberseite in Berührung befindliche stundenlang blau bleibt. Pflanzen, die in feuchter Luft leben, z. B. die Hymenophylleen, haben freilich eine viel weniger derbe Kutikula, und so erhält bei ihnen die kutikuläre Transpiration Werte, die schon recht ansehnlich sind und bequem mit dem Kobaltpapier nachgewiesen werden können; das Extrem stellen dann die schon erwähnten submersen Pflanzen und die Wurzeln dar, bei denen die Permeabilität der Kutikula bei fehlenden Spaltöffnungen ohne weiteres durch das rasche Welken demonstriert wird.

Nehmen wir die Struktur der Kutikula und die Zahl und Größe der Spaltöffnungen einer Pflanze als gegeben, so können wir doch über die absolute Größe ihrer Transpiration nichts aussagen, denn diese variiert in hohem Maße je nach äusseren Umständen. Der Einfluß vieler äusserer Faktoren auf den Gang der Transpiration erscheint uns selbstverständlich, weil es sich da um rein physikalische Vorgänge handelt, die man an jedem flüssigkeitsdurchtränkten Körper (Filtrierpapier, Leim) ebensogut beobachten kann, wie an der Pflanze; es fehlen aber auch andrerseits überraschende Beeinflussungen nicht, bei denen die Wirkung der Aussenwelt komplizierter wird, weil sie in erster Linie die Organisation der Pflanze selbst ändert und da-

durch dann auch auf die Verdunstung einwirkt. Von den physikalischen Wirkungen äusserer Faktoren sei zunächst der Wassergehalt der Luft genannt; seine Wirkung ist derartig einleuchtend, daß jedes weitere Wort überflüssig erscheint. Ebenso steht es mit der Temperatur: jede Erhöhung derselben muß die Transpiration steigern, jede Abkühlung muß sie herabsetzen. Wenn die Pflanze höher temperiert ist als ihre Umgebung, dann kann sie selbst in dunstgesättigter Luft noch Wasserdampf abgeben; sie erreicht aber eine höhere Temperatur durch die Atmung oder durch Absorption von Licht und Wärmestrahlen, die oft durch Farbstoffe besonders gesteigert wird (Stahl 1896). Auch durch Erschütterung wird die Transpiration gefördert, denn die Pflanze wird durch sie aus der dampfgesättigten Luft, die sich infolge der Transpiration an ihrer ganzen Oberfläche angesammelt hat, herausbewegt und in neue, noch nicht gesättigte Teile der Atmosphäre gebracht. Anstatt die Pflanze zu bewegen, können wir auch die Luft in Bewegung setzen und so muß selbstverständlich jeder Wind die Transpiration steigern. Schon etwas weniger durchsichtig ist dann die Wirkung der Bodenfeuchtigkeit: Ein trockener Boden hemmt die Transpiration dadurch, daß er die Pflanze an der Wasseraufnahme hindert; durch den mangelnden Wassernachschub konzentrieren sich die Zellsäfte in den transpirierenden Organen und geben dann weniger leicht Wasser an die Luft ab. Ganz ähnlich wie Trockenheit des Bodens müssen konzentrierte Salzlösungen wirken, wenn die Wurzel aus ihnen Wasser aufnehmen soll, doch hat man auch eine Beeinflussung der Verdunstung durch verdünnte Lösungen wahrgenommen, die zur Zeit nicht erklärbar ist: verdünnte Säuren verlangsamen, Alkalien beschleunigen die Transpiration. Vermutlich handelt es sich hier nicht um eine rein physikalische Erscheinung, sondern um Veränderungen der Eigenschaften der Pflanze selbst, Veränderungen, die wie bemerkt, überhaupt eine große Rolle spielen, und namentlich in der Tätigkeit der Spaltöffnungsschließzellen ihre Ursache haben.

Von einer solchen „Tätigkeit" der Schließzellen haben wir bisher nicht gesprochen und so mußte unsere Darstellung die Vorstellung erwecken, der Porus stelle eine Oeffnung von ein für allemal gegebener Größe dar. Das ist aber absolut nicht zutreffend: die Schließzellen sind vielmehr befähigt je nach Umständen die Spalte zu öffnen oder zu verschließen und sie vermögen dadurch der stomatären Transpiration von Null an aufwärts die allerverschiedensten Werte zu erteilen. Erreicht wird diese Variation der Spaltweite durch ein höchst einfaches Mittel, durch verschiedene Krümmung der Schließzellen. Zum Verständnis der Mechanik dieses Vorganges ist es nötig, den Bau der Spaltöffnung etwas näher zu betrachten, als das bisher geschehen ist. Als Beispiel wählen wir Amaryllis, bei der namentlich durch Schwendener (1881) die in Betracht kommenden Verhältnisse in eingehendster Weise studiert und aufgeklärt worden sind. Bei anderen Pflanzen finden sich auch andere Einrichtungen als hier, aber die Grundprinzipien der Mechanik stimmen überall überein (man vgl. Haberlandt 1896 und Copeland 1902). Unsere Fig. 8 zeigt die Amaryllisspaltöffnung im geöffneten und im geschlossenen Zustand, sowohl in der Flächenansicht wie im Querschnitt. Auf letzterem (Fig. 8, I) fällt sofort die asymmetrische Gestaltung der Schließzelle in bezug auf die Linie *S* auf, die die Konkavseite der Schließzelle von der Konvexseite trennt. Während nun die Konvexseite im Querschnitt

ziemlich genau einen Halbkreis bildet, stellt die Außenkontur der Konkavseite eine viel kompliziertere Figur dar und dementsprechend ist auch der Interzellullarraum zwischen den Konkavseiten der beiden Schließzellen sehr eigenartig: ganz außen wird er durch hörnchenförmige Vorsprünge (*H*) bis zum Schwinden des Lumens verengt; dann folgt eine Erweiterung — man nennt diesen Raum den Vorhof der Spaltöffnung —; darauf in der Mitte wieder Verengerung, die eigentliche Spalte; dann eine Erweiterung (Hinterhof), die durch ein zweites Paar von Hörnchen am inneren Ende wieder verengert wird. Die Innenkontur verläuft nun aber nicht parallel der äußeren, sondern sie bildet ungefähr einen Halbkreis, und so kommt es, daß die Konkavseite aus einer durchaus ungleichmäßig dicken Membran besteht: sie ist relativ dünn in der Mitte, hat aber oben und unten (in der Figur) mächtige Verdickungsleisten (den Hörnchen entsprechend) aufzuweisen. Vom Zellinhalt der Schließzellen ist der reichliche Chlorophyllgehalt hervorzuheben, der anderen Epidermiszellen gewöhnlich fehlt. Das Protoplasma umschließt eine große Vakuole, die der Sitz starker osmotischer Kräfte ist. Unter dem Einfluß des osmotischen Druckes werden nun die Zellmembranen gedehnt; da aber die Konkavseite vermöge der dickeren Wandung einer Dehnung größeren Widerstand leistet als die Konvexseite, so dehnt sich erstere weniger aus als letztere. Die Folgen dieser ungleichseitigen Dehnung macht man sich am besten an einem Modell aus einem dünnen, dehnbaren, allseits geschlossenen Kautschukschlauch klar, dem einseitig eine Verstärkungsschicht aufgeklebt wurde. Preßt man in ihn Wasser oder Luft ein, so geht er aus dem geraden (Fig. 8, *V*) in den gekrümmten Zustand über (Fig. 8, *VI*). Denkt man sich nun zwei solche Schläuche mit dem oberen und unteren Ende der derbwandigen Seite vereinigt, während deren Mitte frei bleibt, so sieht man bei Eintreten eines Druckes die beiden Schläuche in der Mitte auseinanderweichen. Genau derselbe Vorgang vollzieht sich bei den Spaltöffnungsschließzellen. Die Spalte verbreitert sich bei einer Drucksteigerung so sehr, wie es die Fig. 8, *IV* der Fig. 8, *III* gegenüber zeigt. Man sagt im ersteren Fall, die Spalte sei geschlossen, im zweiten, sie sei geöffnet, und in der Tat liegen die beiden Schließzellen bei niedrigem Innendruck zwar nicht so fest aneinander, daß ein hermetischer Verschluß entsteht, aber doch so, daß Gase, speziell Wasserdampf, nicht in nennenswerter Weise zwischen ihnen durchpassieren können, die stomatäre Transpiration also so gut wie unterdrückt wird. Durch Wechsel im Zelleninnendruck kann nun die

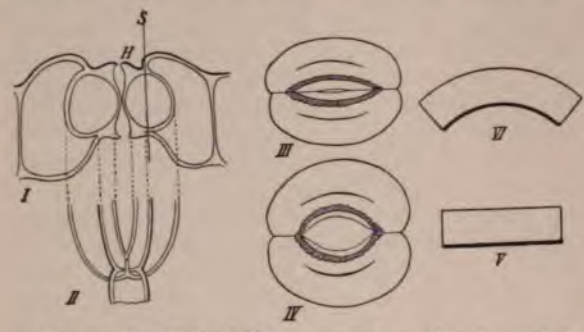


Fig. 8. *I—IV* Spaltöffnung von Amaryllis formosissima nach Schwendener. *I* Querschnitt, *II* halbe Flächenansicht, *III* Flächenansicht der geschlossenen, *IV* Flächenansicht der geöffneten Spaltöffnung.
V, *VI* Schema: Erklärung im Text.

Pflanze der Spalte sehr verschiedene Weite geben, und es leuchtet ein, daß damit die Spaltöffnungen zu Regulatoren der Transpiration werden, wie man sie sich vollkommener kaum vorzustellen vermag.

Die Oeffnungsweite der Spalte hängt nicht allein von dem osmotischen Druck der Schließzellen ab, sondern auch von dem Gegendruck der Nachbarzellen; wird dieser etwa durch Anstechen der Zellen aufgehoben, so sieht man sofort eine starke Spaltenöffnung in den Schließzellen eintreten, ohne daß in diesen der Druck gestiegen wäre. Umgekehrt kann aber auch eine Druckzunahme in den Nachbarzellen einen passiven Verschluß der Spaltöffnung herbeiführen. Inwieweit indes die Einwirkung der Nachbarzellen in der Natur eine Rolle spielt, darüber gehen die Meinungen der Autoren noch weit auseinander (Schwendener (1881) schreibt den Nebenzellen gar keine, Leitgeb (1886) eine sehr große Wichtigkeit zu, Darwin (1898) vermittelt); für uns mag es hier genügen zu konstatieren, daß tatsächlich die aktiven Bewegungen der Schließzellen vollkommen ausreichend erscheinen, um Oeffnen und Schließen der Spalte zu erklären. — Hat man Spaltöffnungen unter dem Mikroskop zur Beobachtung, so kann man leicht die Wirkung der Druckschwankungen im Innern der Schließzellen demonstrieren. Sind im Präparate die Spalten geöffnet, so kann man sie durch Einwirkung plasmolytisch wirkender Lösungen rasch zum Schluß bringen, und wenn man wieder Wasser zusetzt, so sieht man bald von neuem Oeffnung eintreten. In der Natur sind freilich die Druckschwankungen keine so extremen, daß sie bis zur völligen Vernichtung des Turgors führen, wie das bei der Plasmolyse eintritt, vielmehr bleibt auch in den ganz geschlossenen Apparaten noch immer ein Druck von mehreren Atmosphären bestehen.

Die Bedingungen, unter denen Oeffnen resp. Schließen der Spalten erfolgt, sind mannigfaltige, auch bei differenten Pflanzen verschiedene, doch kann man wohl sagen, daß im allgemeinen durch sie die Regulierung der Transpiration in zweckmäßiger Weise erfolgt, die Pflanze also der Gefahr des Verwelkens entzogen wird. Es fehlt freilich auch nicht an Vorkommnissen, die in Beziehung auf die Regulierung der Transpiration als schädlich für die Pflanze betrachtet werden müssen, man darf aber nie vergessen, daß eben die Stomata nicht nur der Wasserdampfabgabe dienen, sondern vor allem auch für die Kohlensäureaufnahme unentbehrlich sind. Jede Einschränkung der ersteren muß demnach auch die zweite hemmen, und da kann es schon gelegentlich zu Kollisionen zwischen den verschiedenen Bedürfnissen kommen, bei denen notwendigerweise die Pflanze in der einen oder in anderer Weise geschädigt werden muß. Dieselbe Beobachtung macht man übrigens überall, wo man näheren Einblick in das Getriebe der organischen Natur gewonnen hat.

Wir betrachten nun die einzelnen Faktoren, die von maßgebender Bedeutung für das Spiel der Spaltöffnungen sind, und nennen da in erster Linie die Dampfspannung der Atmosphäre. Ein reichlicher Wassergehalt der Luft muß, wie besprochen wurde, aus physikalischen Gründen die Transpiration hemmen; er bewirkt aber auch ein weites Oeffnen der Schließzellen, und dadurch wird seine rein physikalische Wirkung wieder kompensiert. Umgekehrt ist es mit trockener Luft, die zwar im allgemeinen verdunstungsfördernd wirkt, aber doch die Transpiration herabsetzen kann, weil beim beginnenden Welkwerden viele Pflanzen sofort die Spaltöffnungen schließen. Man kann sich

leicht vorstellen, wie der Wasserdampfgehalt der Luft auf die Schließzellen und auf diese früher als auf andere Zellen einwirkt; in feuchter Luft gewinnen sie die volle osmotische Druckkraft, die der Zellsaft bei maximaler Wasseraufnahme zu leisten vermag; bei eintretendem Wasserverlust in weniger feuchter Atmosphäre muß, wenn nicht ein sehr ergiebiger Wassernachschub erfolgt, rasch eine Abnahme des Turgors der Schließzellen und damit Spaltenschluß eintreten. Spaltenschluß infolge Welkens ist aber durchaus nicht allgemein verbreitet. Bei vielen Pflanzen bleiben auch im welken Blatt die Stomata weit geöffnet und fahren fort, Wasser abzugeben, so daß außerordentlich rasch Vertrocknen eintritt. Solche Pflanzen sind nur existenzfähig an Orten mit großer Feuchtigkeit, und dementsprechend findet man unter den einheimischen Sumpfpflanzen (Alisma, Acorus, Menyanthes etc.) und Schattenpflanzen (Osmunda regalis) Vertreter dieses Typus. Die Anwendung von Kobaltpapier ist auch hier wieder ein bequemes Mittel zur Untersuchung der Wasserabgabe; man kann mit ihm z. B. bei Tropaeolum majus den raschen Verschluß beim Welken, bei den eben genannten Pflanzen aber das umgekehrte Verhalten, starke Wasserabgabe selbst aus dem halbtrockenen Blatt, konstatieren. — Noch mehr als eine feuchte Atmosphäre muß natürlich die Benetzung mit Wasser auf eine weitgehende Oeffnung der Spaltöffnungen hinwirken. Damit stimmt der Erfolg in einem Versuch Wiesners (1882), der nach Eintauchen der Blätter in Wasser bedeutende Transpirationssteigerung fand. Unter Umständen kann freilich auch der entgegengesetzte Erfolg eintreten, wenn nämlich die Nachbarzellen auch reichlich Wasser aufnehmen (Kohl 1886) und die Spalten passiv zusammendrücken, oder wenn die Spalten durch das Wasser kapillar verstopft werden.

Auch auf einen zweiten, hier zu nennenden Faktor, das Licht, reagieren die Spaltöffnungen verschiedener Pflanzen nicht alle gleich. Häufig konstatiert man mit dem Einsetzen stärkerer Beleuchtung ein weites Oeffnen der Spalten, z. B. bei Amaryllis, Aspidistra. Damit ist dann natürlich die Gefahr einer zu großen Wasserdampfabgabe gegeben, da auch rein physikalisch das Licht die Verdampfung befördert. In vielen Fällen kann aber dem Schlaffwerden der Blätter dadurch vorgebeugt werden, daß beim ersten Welken trotz direkter Besonnung ein Schließen der Stomata erfolgt. Wie Stahl (1894) gezeigt hat, tritt dieser Erfolg aber durchaus nicht immer ein, und man kann z. B. konstatieren, daß ein Blatt von Tropaeolum, das schwach angewelkt, mit geschlossenen Spalten der direkten Sonne ausgesetzt wird, im Verlauf einiger Stunden nicht weiter welkt, während ein vollkommen frisches, gleichen Bedingungen exponiertes Blatt, eben weil es die Stomata nicht schließt, rasch trocken wird. Man hat darauf hingewiesen, daß die Wirkung des Lichtes auf die Schließzellen durch den Chlorophyllgehalt der letzteren seine Erklärung finde; das Chlorophyll vermag, wie später gezeigt wird, unter Mitwirkung des Sonnenlichtes in der Tat osmotisch wirkende Substanzen zu erzeugen, also im Sinne einer Oeffnung der Spaltöffnung zu wirken. Ganz gewiß wirkt aber das Licht auch noch mehr indirekt, als „Reiz“ auf die Schließzellen ein. —.Bei manchen Pflanzen hat man einen Spaltenverschluß nach Verdunklung konstatiert. Auch hier wird man an eine Reizwirkung der Verdunkelung denken müssen, denn wenn einmal im Licht osmotisch wirksame Substanzen gebildet worden sind, so

können diese nach Aufhören der Beleuchtung nicht so rasch verbraucht werden, daß dadurch Spaltenschluß bedingt würde. Nach Leitgeb (1886) wäre der im Dunkeln auftretende Verschluß der Spaltöffnungen ein passiver, indem die Schließzellen durch eine Turgeszenzzunahme der Nachbarzellen zusammengepreßt werden. Eine Turgeszenzzunahme im Dunkeln ist aber eine sehr allgemeine und leicht begreifliche Erscheinung. — Außer Licht und Wassergehalt der Luft hat man auch den Einfluß von Temperaturänderungen auf die Spaltweite studiert. Wir gehen auf diese und andere Studien nicht ein, bemerken nur, daß in den zwei behandelten jedenfalls die wichtigsten Faktoren berücksichtigt worden sind. Man vermißt übrigens trotz der großen Literatur über die Spaltöffnungen auch heute noch eingehende gründliche Studien an einzelnen Pflanzen, die man als Vertreter verschiedener biologischer Gruppen ansehen könnte. Trotzdem aber kann ja ein Zweifel nicht bestehen, daß die Pflanze in den Spaltöffnungen außerordentlich wichtige Regulierungsapparate für die Transpiration besitzt, die namentlich dann ihre Aufgabe vortrefflich erfüllen, wenn die äußeren Bedingungen der Wasseraufnahme und Abgabe annähernd optimale sind, d. h. sich nicht denjenigen Extremen nähern, die pflanzliches Leben überhaupt nicht mehr gestatten. Wollte man versuchen, eine unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, Getreide oder Tabak, unter den Bedingungen zu kultivieren, die wir in der Wüste oder in der dunstgesättigten Atmosphäre des tropischen Urwaldes antreffen, so würde ein solcher Versuch zuverlässig fehlschlagen. Dementsprechend zeigt auch die Untersuchung der Pflanzen, die in der Natur solche extreme Standorte bewohnen, eine Menge von Einrichtungen, die in einem Fall die Transpiration auf das äußerste Maß einschränken, im anderen möglichst fördern müssen. Eine kurze Besprechung dieser Einrichtungen ist hier wohl am Platze, ausführliche Darstellungen finden sich bei Haberlandt (1896), Schimper (1898), Stahl (1893, 1896).

Eine Einschränkung der Transpiration kann durch Verringerung der Zahl der Stomata oder durch eine Veränderung ihres anatomischen Baues erzielt werden. Ferner findet sich bei den Bewohnern trockener Standorte meist eine starke Kutikula, deren Wirkung noch weiter gesteigert werden kann, wenn Wachs auf ihr und in ihr zur Ablagerung gelangt, also wenn die Imbibitionsfähigkeit der mit der Luft in direkter Berührung stehenden Teile der Pflanze verringert wird. Auch die Ausbildung von lufterfüllten Haaren kann als wirksamer Transpirationsschutz dienen, da ein solches Haarkleid die Bewegungen der atmosphärischen Luft von der Pflanze abhält, einen „windstillen Raum“ an ihrer Oberfläche schafft. Neben solchen Vorkehrungen, die in der Gestaltung der Zellen liegen, findet man auch andere durch Stellung und Form der Glieder bedingte. Die flächenförmige Ausbreitung des Laubblattes begünstigt die Transpiration zu sehr, besonders wenn die ganze Blattfläche der Einwirkung der Sonne ausgesetzt ist. Dementsprechend kennt man Pflanzen, welche der starken Bestrahlung dadurch ausweichen, daß sie ihre Blattflächen vertikal richten (Kompaßpflanzen, Eucalyptus etc. Vorl. 36) und vor allen Dingen auch solche, die imstande sind, den Blattflächen je nach Bedürfnis eine verschiedene Lage zum einfallenden Licht zu geben (Vorl. 36). Noch energischer wirkt natürlich eine Oberflächenverkleinerung, wie

sie durch Einrollung eines flächenförmig angelegten Blattes oder durch Vermeidung der Flächenform, Annäherung an die Kugelgestalt (Cacteen, Euphorbiaceen etc.) erzielt werden kann.

Umgekehrt finden wir bei Pflanzen, die Orte mit großer Luftfeuchtigkeit bewohnen, Einrichtungen zur Förderung der Transpiration. Als solche sind z. B. beschrieben worden: Gestalt und Lage der Blätter, so daß sie rasches Ablaufen flüssigen Wassers, rasche Trockenlegung der Spreite bedingen; Auftreten von gefärbtem Zellsaft und damit starker Erwärmung der betreffenden Zellen; dünne, leicht permeable Kutikula; Oberflächenvergrößerung der Epidermis; Herauslegen der Schließzellen an möglichst exponierte Stellen u. a. m.

Von größter Wichtigkeit für die Pflanze ist auch ihre Fähigkeit, die genannten transpirationsfördernden oder hemmenden Einrichtungen je nach äußeren Umständen erheblich modifizieren zu können. Es besteht, freilich nur innerhalb gewisser Grenzen, für die Pflanze die Möglichkeit, bei ihrer Entwicklung sich verschiedenen Daseinsbedingungen anzupassen (Vorl. 30).

Nach alle dem ist es klar, daß die Transpiration verschiedener Pflanzen oder derselben Pflanze unter verschiedenen Bedingungen ganz verschiedene Werte ergeben muß. Auch die einzelnen Organe transpirieren sehr verschieden und die Transpiration ändert sich außerdem sehr beträchtlich mit dem Entwicklungszustand. Auf alle diese Fragen gehen wir hier nicht ein. Wir wollen nur noch untersuchen, ob diese Verschiedenheiten im Wesen der Pflanzen begründet, oder ob sie zufällige sind, mit anderen Worten, ob die enorme Wasserdampfabgabe gewisser Pflanzen für ihr Gedeihen notwendig oder nützlich ist, da doch andere Pflanzen, die untergetauchten Wasserpflanzen an der Spitze, ohne Transpiration auskommen können. Diese Frage ist nicht von allen Forschern gleich beantwortet worden, vielmehr sind diametrale Meinungsdifferenzen zutage getreten, indem die einen die Transpiration nur für ein notwendiges Uebel (Volkens 1887), die anderen für eine unentbehrliche Lebensäußerung hielten. Die Erfahrungen der neuesten Zeit haben uns nun aber darüber belehrt, daß auf dem Gebiete der Physiologie nichts fehlerhafter ist, als Verallgemeinerungen, denn in mehr als einer Beziehung sind Differenzen in bezug auf die fundamentalsten Lebensbedingungen bei Organismen festgestellt worden, denen man äußerlich diese verschiedenen Ansprüche nicht ansehen kann; ohne im Detail späteren Erörterungen vorzugreifen, sei hier auf gewisse niedere Pflanzen aufmerksam gemacht, deren Existenzbedingung ein sauerstofffreies Medium bildet, die sich also in den schärfsten Gegensatz zu den gewöhnlichen sauerstoffbedürftigen Organismen stellen. Es wäre also gewiß verkehrt, wenn man aus der Tatsache, daß einzelne Pflanzen ohne Transpiration existieren können, den Schluß ziehen wollte, die Transpiration sei für alle unnötig. Eines ist ja klar: die Transpiration läßt sich bei der ganzen Struktur der Landpflanzen nicht vermeiden, denn mit ihrem Aufhören würde auch die Aufnahme und Abgabe anderer Gase von seiten der Pflanzen unmöglich werden, und damit hört die Existenzfähigkeit der Pflanze auf. Die Pflanzen trockener Klimate zeigen uns nun, wie weit eine solche Einschränkung des Gaswechsels gehen kann. Wenn wir aber bei der Mehrzahl der Pflanzen solche Schutzmittel gegen Transpiration nicht finden, so dürfen wir nicht daraus schließen,

daß es diesen Pflanzen nicht möglich gewesen wäre, sie auszubilden, vielmehr, daß sie sie nicht nötig hatten. Und wenn wir schließlich gar Pflanzen finden, die offenbar Vorrichtungen treffen, ihre Transpiration zu steigern, so legt uns das doch den Gedanken nahe, die Transpiration als einen nützlichen Vorgang zu betrachten. In der Tat lassen sich einige Gründe zugunsten dieser Auffassung anführen. Es kann nämlich keinem Zweifel unterliegen, daß die Transpiration ein wichtiges Mittel liefert, die Bodensalze, deren Bedeutung in einer der nächsten Vorlesungen zu besprechen sein wird, in größerer Menge aufzunehmen; diese Salze bieten sich den Wurzeln in sehr starker Verdünnung und wenn sie allein auf dem Wege der Diffusion den höchsten Zweigen eines Baumes zugeführt werden sollten, so würde das eine sehr große Zeit in Anspruch nehmen. Tatsächlich aber sehen wir die Salzlösungen in besonderen Leitungsbahnen sich bewegen und bis zu den Zellen der Blätter vordringen. Dort erfolgt dann durch die Verdunstung eine Konzentrierung und Ansammlung des Salzes. Daneben darf eine andere Wirkung der Transpiration nicht übersehen werden. Die Blätter sind dem Sonnenlichte ausgesetzt, und indem sie mit dem Chlorophyll und unter Umständen auch mit anderen Farbstoffen Licht absorbieren, müssen sie sich notwendigerweise erheblich erwärmen. Beobachtungen aber zeigen, daß die Temperatur der Pflanze im großen und ganzen der Lufttemperatur folgt. Das ist also nach dem Gesagten nur dann möglich, wenn der Erwärmung durch Absorption von Lichtstrahlen dauernd eine Abkühlung folgt. Zur Wasserverdunstung ist aber Wärme nötig, die Folge jeder Transpiration muß also Herabsetzung der Temperatur sein. Wir erinnern daran, daß man im gewöhnlichen Leben von dieser abkühlenden Wirkung der Wasserverdampfung Gebrauch macht, wenn man im heißen Sommer mit Wasser sprengt, oder wenn man Wasser im permeablen Tongefäß aufbewahrt. Ist also die Verdunstung ein Regulator der Temperatur der Pflanzen, so wird man bei schwach transpirierenden Gewächsen eine starke Erwärmung in der Sonne beobachten müssen. In der Tat konnte Askenasy (1875) an Fettpflanzen sehr hohe Temperaturen beobachten.

	Temp. d. Pflanze	Lufttemp.
Sempervivum alpinum	42,3° C	31.0° C
Sempervivum spec	51,2° „	
Aubrietia deltoides	35,0° „	
Semperviv. alpinum	52,0° „	28,1° „
Semperviv. arenarium	49,0° „	
Opuntia Raffinesquiana	43,0° „	
Gentiana cruciata	35,0° „	

Während also Pflanzen wie Aubrietia und Gentiana verhältnismäßig wenig über die Lufttemperatur kamen, nahmen Fettpflanzen Temperaturen von über 50° C an. Die Beobachtung gewinnt noch an Interesse, wenn wir zufügen, daß weitaus die meisten Pflanzen so hohe Temperaturen gar nicht ertragen können. Man sieht also, wie auch die Resistenz gegen hohe Temperatur eine Eigenschaft derjenigen Pflanzen sein muß, die im trocknen Klima existenzfähig sind, und man begreift, daß durchaus nicht alle Pflanzen sich an solche Lebensverhältnisse anpassen konnten.

Literatur zu Vorlesung 4.

Aubert. 1892. Annales d. sciences nat. VII, **16**.
Askenasy. 1875. Botan. Ztg. **33**, 441.
Benecke. 1899. Bot. Ztg. **57**, Abt. II 130, Anm.
Bonnier et Mangin. 1884. Annales sc. nat. VI, **17**, 288.
Boussingault. 1878. Agronomie **6**, 349.
Brown and Escombe. 1900. Phil. Transact. Royal. Soc. London B. **193**, 223.
Burgerstein. 1887—1901. Materialien zu einer Monographie d. Transpiration I, II, III, Verhdl. d. zool.-bot. Gesellsch. Wien **47**, 691; **49**, 399; **51**, 49.
Copeland. 1902. Annals of Bot. **16**, 327.
Darwin. 1898. Phil. Transact. R. Soc. B. **190**, 531.
Haberlandt. 1896. Physiol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Leipzig, Abschn. IX.
Hales. 1748. Statick der Gewächse. Halle.
Kohl. 1886. Die Transpiration d. Pflanzen etc. Braunschweig.
Leitgeb. 1886. Mitt. a. d. bot. Institut Graz **1**, 123.
Moll. 1884. Archiv. néerlandaises **18**.
Noll. 1902. Bonner Lehrbuch d. Botanik, 5. Aufl., Jena, S. 157.
Schimper. 1898. Pflanzengeographie auf biolog. Grundlage. Jena.
Schwendener. 1881. Monatsber. Berl. Akad., S. 833; Ges. Abhdlgn. 1898, **1**, 33.
Stahl. 1893. Annales Jardin Buitenzorg **11**, 98.
— 1894. Botan. Ztg. **52**, I. Abt., 117.
— 1896. Annales Jardin Buitenzorg **13**, 137.
Vesque. 1878. Annales sc. nat. VI, **6**, 183.
Volkens. 1887. Flora d. ägypt.-arab. Wüste, S. 51. Berlin.
Wiesner. 1882. Sitzungsbericht Wiener Akad. **86**.

Vorlesung 5.

Die Leitung des Wassers I.

Wenn einige Teile der Pflanze Wasser *abgeben*, andere Wasser *aufnehmen*, so müssen die dazwischen liegenden Partien imstande sein, Wasser zu *leiten*. Wasseraufnahme, -Abgabe und -Leitung vollzieht sich unter Umständen an den verschiedenen Teilen einer einzigen Zelle. So findet sich auf lehmigen Aeckern hin und wieder eine Alge, Botrydium granulatum, die aus einer etwa stecknadelkopfgroßen, grünen Kugel besteht, die dem Erdboden aufsitzt und in ihn mehrfach verästelte farblose Auszweigungen sendet (Fig. 9); man kann den kugligen grünen Teil mit dem Sproß, den farblosen verzweigten mit der Wurzel einer höheren Pflanze vergleichen, aber das ganze Gebilde enthält nur einen einzigen Hohlraum, ist nicht durch Scheidewände gefächert, stellt also in gewissem Sinne eine einzige Zelle dar. Und ähnlich wie Botrydium breitet der einzellige Pilz Pilobolus sein Wurzelsystem im Substrat aus und erhebt sich mit seinem keulenförmigen, schließlich zum Fortpflanzungskörper umgebildeten Ende in die Luft. Wenn nun bei einer dieser Zellen, die wir uns wassergesättigt denken, die Transpiration einsetzt, so werden zunächst Wassermoleküle aus der *Membran* des oberirdischen Teils der Pflanze entweichen; die Membran verliert Quellungswasser. Dadurch aber werden in der Membran Kräfte frei, die eine Saugung auf das in der Nähe befindliche, vom Protoplasma festgehaltene

Wasser ausüben. Das Protoplasma seinerseits sucht Deckung für den Wasserverlust in der Vakuole und so muß diese zunächst in ihrem oberen Teil konzentrierter werden; alsbald wird aber durch Diffusion ein Ausgleich der Vakuolenkonzentration an beiden Enden der Zelle herbeigeführt werden und damit ist dann die Störung des Gleichgewichtszustandes bis an die Stelle gelangt, wo eine erneute Aufnahme von Wasser aus dem Boden stattfinden kann.

Fig. 9. Botrydium granulatum, ca. 25fach vergrößert. Nach Rostafinski in Sachs' Vorlesungen I. Aufl. Fig. 2.

Gehen wir zu einem etwas komplizierteren Fall über: nehmen wir an, unser Botrydium sei durch eine Scheidewand zwischen dem grünen transpirierenden Teile und dem farblosen, wasseraufnehmenden in zwei Zellen geteilt, so werden die nächsten Folgen der Transpiration bis zur Konzentrierung des Zellsaftes in der grünen Zelle ganz dieselben sein wie oben. Diese Zelle grenzt aber jetzt nicht direkt an Wasser, sondern an die farblose Zelle; aus dieser also muß sie auf osmotischem Wege Wasser entnehmen und sie kann das solange, bis in beiden gleiche Konzentration herrscht. Zu diesem Gleichgewichtszustand aber kommt es, solange die grüne Zelle transpiriert und solange die farblose an Wasser grenzt, nie, denn auf jede Wasserentnahme aus der farblosen Zelle folgt Wasseraufnahme aus dem Boden, und auf jeden Wasserzufluß zur grünen Zelle folgt neue Transpiration. Es wird also in unserem Schema die durch Verdunstung der einen Zelle entstehende osmotische Saugung einfach auf die andere übertragen, und es besteht somit kein wesentlicher Unterschied zwischen dem ersten und diesem zweiten Fall. — Nur wenig komplizierter wird die Sache, wenn wir die Transpiration eines mehrzelligen Pilzes betrachten, der wie Penicillium teils im Substrat wurzelt, teils in der Atmosphäre sich ausbreitet. In unserer Fig. 10 ist ein kleines Exemplar von Penicillium abgebildet; die horizontalen Zellfäden sind im Substrat eingebettet, die aufrechten „Konidienträger" ragen in die Luft. Für unsere Zwecke können wir also den ganzen Organismus auf das einfache Schema der Fig. 11 reduzieren: von den Zellen eines Zellfadens befinden sich *A*, *B*, *C* im Substrat, die anderen *a*, *b*, *c* etc. in der Luft. Wenn nun in einem solchen Organismus etwa die Zelle *a* durch

Fig. 10. Kleines Pflänzchen von Penicillium nach Brefeld. *Contr* Konidienträger. *Co* Konidien.

Fig. 11.

Transpiration Wasser verloren hat, so wird sie aus *b* neues zu erhalten suchen; aber auch *b* transpiriert und saugt ihrerseits von *c*; der Umstand, daß über *b* noch eine saugende Zelle sich befindet, muß also gerade so wirken, als ob *b* stärker transpiriert hätte, oder mit anderen Worten, zur saugenden Wirkung von *b* auf *c* addiert sich noch die von *a*, und so geht das fort, bis wir zu den wasseraufnehmenden Zellen gelangen, an denen das umgekehrte Schauspiel wie an den abgebenden eintreten muß: auf *A* wirken die saugenden Kräfte aller Zellen *a*, *b* etc.; *A* deckt seinen Wasserverlust einerseits direkt aus der Umgebung, andrerseits aus *B*, und so verteilt sich abwärts die saugende Wirkung der Transpiration auf alle als Wurzel funktionierenden Zellen.

Was wir jetzt besprochen haben, sind Wasserbewegungen im Organismus, die durch Störung des osmotischen Gleichgewichtes zustande kommen und solange dauern müssen, als Konzentrationsunterschiede zwischen den einzelnen Zellen bestehen. Wenn nun eine größere Anzahl von Zellen miteinander zu einem einfachen oder verzweigten Zellfaden oder auch zu einem Zellkörper vereinigt sind, so könnte man denken, daß jeder Transpirationsverlust der oberen Zellen durch Wasseraufnahme der unteren gedeckt werde. Allein diese Annahme trifft nur dann zu, wenn die Geschwindigkeit der osmotischen Wasserbewegung genügend groß ist. Dies ist nun aber, obwohl die in den Wänden ausgebildeten Tüpfel den Durchgang des Wassers erleichtern, selbst bei verhältnismäßig kleinen Zellsystemen, wie bei einem Penicillium z. B., nur unter bestimmten Bedingungen der Fall. Schon das Vorkommen der Schimmelpilze in der Natur gibt uns in der Beziehung wichtige Fingerzeige. Man weiß, daß diese Organismen an eine gewisse Feuchtigkeit der Luft gebunden sind, deshalb finden sie sich in kleinen abgeschlossenen Räumen mit stagnierender Luft ein, während sie unter sonst gleichen Bedingungen bei reichlicher Durchlüftung nicht zu gedeihen vermögen. Die osmotische Wasserbewegung geht eben so langsam vor sich, daß bei einigermaßen gesteigerter Wasserabgabe die transpirierenden Zellen viel mehr Wasser abgeben, als ihnen von unten geliefert wird, und somit gehen sie durch Vertrocknen zugrunde.

Unter diesen Umständen begreift man sehr wohl, daß bei höheren Pflanzen eine Wasserbewegung von Zelle zu Zelle unmöglich ausreichen kann, um den Transpirationsverlust zu ersetzen und dieses Resultat haben denn auch Versuche ergeben. Westermaier (1884) hat Streifen von Parenchymzellen aus dem Wassergewebe von Peperomia und Tradescantia in etwas erschlafftem Zustande einseitig mit Wasser in Berührung gebracht und beobachtet, bis zu welcher Entfernung von dem Wasser die Zellen ihre Turgeszenz wieder gewinnen. Obwohl die äußeren Umstände eine Transpiration fast ganz unmöglich machten, betrug die Steighöhe des Wassers doch immer nur ganz wenige Zentimeter. Die Zellen dieser Streifen also, die mehr als ca. 2—4 Zentimeter vom Wasserspiegel entfernt waren, konnten auf dem Wege osmotischer Saugung nicht zu ihrem normalen Wassergehalt gelangen. Ueber ähnliche Versuche hat kürzlich Reinke (1902) berichtet: Parenchymatische Gewebe submerser Pflanzen trocknen, wenn sie einseitig in Wasser tauchen, bis auf etwa 2 mm oberhalb des Niveaus ein. — Solche Versuche in Verbindung mit den Erfahrungen an kleinen mehrzelligen Pflanzen führen zu der

Ueberzeugung, daß in größeren Pflanzen, unseren Bäumen vor allem, wo die Steighöhe des Wassers nicht nach Zentimetern, sondern nach Metern bemessen wird, die Leitung des Wassers unmöglich von einer lebenden Zelle zur anderen sich vollziehen kann, daß da Leitungsorgane von besonderer Struktur und Leistung vorhanden sein müssen, in denen ein Massentransport des Wassers erfolgen kann.

Diese Organe sind die Gefäße. Dafür sprechen zunächst einmal rein anatomische Gründe: der Inhalt der Gefässe ist wenigstens teilweise Wasser; ihre langgestreckte Form und die Kontinuität ihres Lumens auf sehr große Strecken stimmt vortrefflich zu ihrer Funktion; nicht minder gilt das für ihre Verteilung. In jeder Wurzel beginnen ungefähr in der gleichen Entfernung von der Spitze, wo äußerlich die wasserabsorbierenden Wurzelhaare auftreten, im Zentrum die Gefäßbahnen; sie gehen von diesem Punkte an nach oben und nehmen aus jeder Seitenwurzel eine seitliche Zuleitung auf; dementsprechend nimmt nach oben zu ihre Zahl und auch ihr Gesamtquerschnitt zu. Sie treten dann in den Stamm ein und es werden in jeden Ast, in jeden Zweig, in jeden Blattstiel Gefäße ausgesendet; in allen diesen Organen sind sie zu einigen wenigen Strängen vereinigt, in dem Transpirationsorgan aber, dem Laubblatt, sehen wir sie auf einmal in ganz anderer Anordnung; sie lösen sich in zahlreiche stärkere und schwächere Auszweigungen auf, die die ganze Blattlamina mit einem komplizierten Netzwerk derart durchsetzen, daß jede transpirierende Zelle entweder direkt oder durch Vermittlung ganz weniger Parenchymzellen mit einem Gefäß verbunden ist. So ist also das erreicht, was wir für notwendig erkannt haben: die Leitung von Zelle zu Zelle ist auf ein Minimum beschränkt — wenn wirklich die an ein Gefäß grenzende Zelle aus diesem Wasser aufnehmen kann.

Sehen wir uns nach physiologischen Beweisen für die Funktion der Gefässe um, so werden wir uns zunächst an die Bäume halten, weil bei diesen, entsprechend ihrer oft sehr bedeutenden Höhe, die größten Anforderungen an die Gefäße gestellt werden. Auch haben wir hier häufig am Stamme wie an den Zweigen lange Glieder, die keine seitlichen Transpirationsorgane besitzen und die durch ihre Korkhaut vor eigener Transpiration geschützt sind; in diesen wird also nur eine Leitung des Wassers und gar keine Abgabe stattfinden, wir werden also hier durch Kontinuitätsunterbrechungen mit Sicherheit das leitende System feststellen können. Eine vergleichende Betrachtung zeigt uns nun, daß das Mark für die Wasserleitung gar nicht in Betracht kommen kann: es fehlt vielfach, oder es besteht aus vertrockneten, mit Luft erfüllten Zellen oder es führt doch keine anderen Organe als Parenchymzellen, deren schlechte Qualifikation für die Wasserleitung wir schon kennen. Anders ist das bei der Rinde; hier fehlt es an langgestreckten und auf weite Strecken kontinuierlich verlaufenden Elementen nicht; man könnte an Kollenchymzellen, Sklerenchymzellen und Siebröhren denken. Daß aber alle diese Elemente keine Bedeutung für die Wasserleitung im Stamme haben, das zeigt ein einfacher Versuch, den schon Hales (1748) ausgeführt hat, und der seitdem unzählige Male mit stets gleichem Erfolg gemacht worden ist. Zur Unterbrechung der Kontinuität werden zwei Einschnitte rings um den Stamm herum bis aufs Holz geführt und der zwischen beiden gelegene Rindenring entfernt. Wird diese „Ringelung“ in nicht allzu großer Ausdehnung ausgeführt, und wird

ferner dafür gesorgt, daß der Stamm an der entrindeten Stelle nicht austrocknet und nicht fault, so bleibt die Laubkrone lange Zeit frisch; die Wasserleitung wird durch die Ringelung nicht beeinträchtigt, sie muß also im Holzkörper sich vollziehen. Auf die Dauer lassen sich freilich Schädigungen des freigelegten Holzkörpers nie vermeiden; dann nimmt seine Leitfähigkeit ab, und gewöhnlich stirbt die Krone nach einigen Jahren, wenn sie sich nicht durch eigene Wurzeln oberhalb der Ringelung selbständig gemacht hat. Wie lange aber trotz solcher Störungen ein Baum oberhalb des Ringelschnittes lebensfähig bleiben kann, das zeigt der Bericht Tréculs (1855) über eine Linde bei Fontainebleau, deren Gipfel 40 Jahre nach der Ringelung noch am Leben war.

Auch an abgeschnittenen Zweigen, die wie allbekannt, noch lange Zeit frisch bleiben, also auch Wasser leiten, kann man ebenfalls per exclusionem leicht zu dem Resultat kommen, daß die Wasserleitung nur im Holzkörper vonstatten geht. Schneidet man das untere Ende eines solchen Zweiges derartig zurecht, daß nur die Rinde, nur das Mark oder nur das Holz mit Wasser in Berührung kommt, so sieht man im ersten und zweiten Fall den Zweig rasch verwelken; er bleibt aber lange am Leben, wenn nur der Holzkörper eintaucht. Abgeschnittene Zweige erlauben dann auch der Frage näher zu treten, welche Elemente des Holzkörpers die eigentlich leitenden sind. Wenn es auch von vornherein wenig wahrscheinlich ist, daß die Holzfasern oder das Parenchym in Betracht kommen, so fehlt uns doch noch ein direkter Beweis für die Bedeutung der Gefäße. Mehr anschaulich als exakt kann man demonstrieren, daß das Wasser in den Gefäßen und zwar im Lumen derselben emporsteigt, wenn man die abgeschnittenen Teile in Lösungen passender Farbstoffe stellt (z. B. Eosin) und dann transpirieren läßt. An der Färbung der Wände erkennt man das rasche Aufsteigen der Lösung in den Gefäßen und besonders anschaulich wird der Versuch, wenn man durchsichtige weiße Blumenblätter benutzt, in denen dann das Netzwerk der Gefäße nach kurzer Transpiration tief gefärbt erscheint. An der intakten Pflanze können solche Versuche nicht ohne weiteres ausgeführt werden, weil die Zellen der Wurzel den Farbstoff nicht aufzunehmen vermögen, und auch an abgeschnittenen Stengeln sind gewisse Vorsichtsmaßregeln, auf die wir später zu sprechen kommen, einzuhalten. Gerade der Umstand, daß die lebenden Elemente des Holzes den Farbstoff nicht aufnehmen können, läßt Zweifel an der Stichhaltigkeit solcher Versuche zu. Denn unter diesen Umständen ist ja eine Leitung der Lösung nur in den plasmafreien Gefäßen überhaupt möglich und ihr Eintreten beweist zwar, daß Flüssigkeiten im Gefäß aufsteigen können, es beweist aber nicht, daß sie in der intakten Pflanze ausschließlich das Gefäßlumen zum Aufstieg benutzen. Beweisender in dieser Hinsicht sind deshalb die Versuche, in denen man das Gefäßlumen durch Einlagerung fremder Substanzen verstopft und für Wasser unwegsam macht. So hat Elfving zuerst die abgeschnittenen Pflanzenteile in leichtflüssiger Kakaobutter, Errera in flüssiger Gelatine eine Zeitlang transpirieren lassen, so daß diese Stoffe in den Gefässen in die Höhe stiegen. Wird dann durch Abkühlung für Erstarrung der eingedrungenen Massen gesorgt, so kann ein vollkommener Verschluß des Gefäßlumens erzielt werden und die Pflanzen welken, wenn sie in diesem Zustand wieder in Wasser gestellt werden.

außerordentlich rasch; sie nehmen jetzt kein Wasser mehr auf, die Leitfähigkeit des Stengels ist vernichtet. Bei der niederen Temperatur der verwendeten Gelatine und Kakaobutter kann eine Schädigung der lebenden Zellen nicht eingetreten sein und dann ist also exakt erwiesen, daß die Gefäße von maßgebender Bedeutung für die Wasserleitung sind, und daß diese offenbar im Lumen der Gefäße erfolgt, nicht etwa, wie Sachs (1879) geglaubt hatte, in der Membran. Wir wollen aber hervorheben, daß trotzdem die Membran der Gefäße und auch die angrenzenden Parenchymzellen mitbeteiligt sein können; unser Versuch sagt nur aus, daß das Gefäßlumen notwendig ist, über eine Mitbeteiligung anderer Elemente gibt es keine Auskunft. — Wohl am schlagendsten ist ein Experiment, das zuerst von Vesque (1883), später von Kohl (1886) und Strasburger (1891) ausgeführt worden ist. Man kann durch Einklemmen eines Stengels und starkes Anziehen der Klemmschraube die Gefäßlumina zusammendrücken und so zum Verschluß bringen; das Parenchym wird dabei meist vollkommen zerquetscht. Solange die Gefäße zusammengepreßt sind, ist der Stengel nicht imstande, Wasser zu leiten, aber diese Fähigkeit kehrt sofort wieder, wenn nach Aufhören der Pressung die Gefäße elastisch ihre ursprüngliche Form gewinnen, ihr Lumen also wieder öffnen. Am anschaulichsten wird der Versuch, wenn man ihn an Wasserkulturen oder abgeschnittenen Zweigen mit Hilfe des Potetometers ausführt. Das Zusammenpressen der Gefäßlumina macht sich da momentan geltend, die Wasseraufnahme sinkt rasch nahezu auf Null und sofort mit Entfernung der Klemme stürzt sich Wasser, oft mit entschieden vermehrter Geschwindigkeit, in die Gefäße. Das Auf- und Zuschrauben der Klemmschraube kann mehrmals hintereinander mit entsprechendem Erfolg wiederholt werden.

Ehe wir nun den Versuch machen, den Aufstieg des Wassers genauer zu analysieren, werden wir der Frage nachzugehen haben: „wie gelangt das Wasser in die Gefäße?“ In den mehrfach herangezogenen Versuchen mit abgeschnittenen Zweigen fließt es in die durch den Schnitt geöffneten Gefäße gerade so hinein, wie es in kapillare Glasröhren einströmt, die man in Wasser taucht. In der normalen Pflanze aber sind die Gefäße nach unten und nach den Seiten von lebendigem Zellgewebe umschlossen und in der Richtung nach oben stoßen sie an andere Gefäße an; soll also Wasser in sie gelangen, so muß dieses das lebende Gewebe ihrer Umgebung erst durchwandert haben. Nun haben wir in der Vorl. 3 gesehen, wie die Epidermiszellen auf osmotischem Wege Wasser aus dem Boden aufnehmen, und am Anfang der heutigen Vorlesung haben wir festgestellt, unter welchen Umständen Wasser von Zelle zu Zelle wandert; danach wird das von der Epidermis aufgenommene Wasser nach dem Zentrum der Wurzel wandern können, wenn dort der Zellsaft konzentrierter ist, und es wird sich so lange dorthin bewegen, bis in allen Zellen des Wurzelquerschnittes gleicher osmotischer Druck herrscht. Auf diesem osmotischen Wege gelangt also auch Wasser in ein junges in Anlage begriffenes und noch mit normalem Zellinhalt versehenes Gefäßglied; wenn dieses aber mit dem nächst älteren Gefäß fusioniert, dann muß rasch eine Verdünnung seines osmotisch wirksamen Zellsaftes eintreten, denn in erwachsenen Gefäßen findet sich im wesentlichen Wasser. Da frägt es sich also, wie kann aus dem Zellsaft

einer Parenchymzelle Wasser in das Gefäßlumen abgegeben werden, wo man doch eher den umgekehrten Vorgang erwarten sollte. Doch ehe wir dem wie? näher nachgehen, empfiehlt es sich, die Tatsache des Vorganges selbst festzustellen.

Es ist nun nicht schwierig, die Wasserabgabe der Parenchymzellen in die Gefäße zu konstatieren. Es genügt vielfach den oberirdischen Sproß einer krautigen Pflanze abzuschneiden, um sofort oder später aus der Wundstelle ansehnliche Saftmengen ausfließen zu sehen. Diese können nun freilich aus angeschnittenen und deshalb turgorlosen Milchröhren, Siebröhren oder ähnlichen langgestreckten Elementen, durch die Turgeszenz umliegender Parenchymzellen hervorgepreßt werden; dieser Fall interessiert uns hier nicht. Auch aus den Gefäßen könnte unter Umständen der Inhalt durch den Druck des Parenchyms ausgepreßt werden — nämlich bei jugendlichen Gefäßen; später macht die Verdickung der Wand dies unmöglich. Aber selbstverständlich kann auf diese Weise immer nur eine kleine Menge von Saft austreten. Sehen wir uns aber die Mengen von Wasser an, die Hofmeister (1862) aus dem Wurzelsystem von Urtica und Solanum nigrum austreten sah, so erhalten wir die folgenden Zahlen:

Pflanze	Zeit in Stunden	Ausgetretener Saft in cmm	Wurzelvolumen in cmm
Urtica urens	99	3025	1350
„ „	40	11260	1450
Solanum nigrum	48	1800	1530
„ „	65	4275	1900

Dadurch, daß Hofmeister auch das Volumen der wasserausscheidenden Wurzel bestimmte, gewinnen seine Angaben noch einen besonderen Wert; unsere Tabelle zeigt, daß die Wurzel schon in wenig Tagen ein Mehrfaches ihres Volumens an Wasser abgibt; sie muß also während der Wassersekretion andauernd neues Wasser aus dem Boden aufnehmen und sie kann nach längerer Tätigkeit ihren ursprünglichen Wassergehalt bewahren.

Aehnliche Ausscheidungen finden sich auch anderwärts und zwar nicht nur direkt aus der Wurzel, sondern auch aus dem Stamm, selbst aus Zweigen, wenn diese abgeschnitten oder bis auf das Holz angebohrt werden. Sehr bekannt ist die Erscheinung z. B. bei der Rebe, die im Frühjahr nach dem Schnitt aus den Schnittwunden „tränt" oder „blutet", wie der Landwirt sagt. Auch wir wollen diese Wasserausscheidung als „Bluten" bezeichnen. Nun ist schon lange bekannt, daß der Blutungssaft mit einem oft recht beträchtlichen Druck („Blutungsdruck", „Wurzeldruck") von der Pflanze ausgeschieden wird. Schon die ältesten Physiologen, wie Hales (1748), haben diesen Druck im wesentlichen in derselben Weise gemessen, wie man das heute noch tut: Eine doppelt U förmig gebogene Glasröhre wird auf dem Wurzelstumpf befestigt (Fig. 12), mit Wasser unmittelbar über der Schnittfläche gefüllt und dann mit Quecksilber abgesperrt; aus der Höhe, bis zu welcher dieses dann in die Höhe getrieben wird, kann man den Wurzeldruck berechnen.

Unsere nächste Aufgabe wird es nun sein, Qualität, Quantität und Druck des Blutungssaftes genauer kennen zu lernen.

Unterwirft man den aufgefangenen Blutungssaft der Analyse, so zeigt sich, daß er aus Wasser besteht, in dem stets organische und anorganische Stoffe jedoch in sehr verschiedener Menge gelöst sind.

Die sehr verdünnten Blutungssäfte der Kartoffel, der Sonnenblume und der Rebe enthalten 1 bis 3 ‰ feste Substanz in Lösung und davon ist bei der Rebe $^2/_3$, bei der Sonnenblume $^1/_2$, bei der Kartoffel $^1/_3$ organischer Natur. Die anorganischen Salze der Blutungssäfte sind dieselben, wie sie auch sonst in der Pflanze gefunden werden, unter den organischen Verbindungen sind u. a. Säuren, Eiweiß und vor allen Dingen Zucker gefunden worden. In den konzentrierten Blutungssäften prävalieren die Zuckerarten ganz bedeutend: bei der Birke fand man 1,4—1,9 Proz., bei Acer platanoides 1,2—3,2 Proz., bei Acer saccharinum 3,6 Proz., bei Agave americana gar 8,8 Proz. Zucker (Schröder 1869).

Die Menge des Blutungssaftes, die pro Tag ausgegeben wird, schwankt recht beträchtlich; bald beträgt sie nur wenige Tropfen, bald mehrere Liter. Es wird nicht ohne Interesse sein, in einer kleinen Tabelle die beobachteten Maxima der Blutungsmengen zusammenzustellen (vgl. Pfeffer Phys. I, 240; Wieler 1893, Molisch 1898).

Pflanze	Beobachter	Menge pro Tag in Litern
Vitis aestivalis	(Clark)	0,227
Vitis vinifera	(Canstein)	1,0
Arenga saccharifera	(Semler)	3,0
	(Molisch)	4,6
Birke	(Wieler)	5,1
Ostrya	(Clark)	5,6
Birke	(Clark)	6,8
Agave americana	(Humboldt)	7,5
Phoenix dactylifera	(Semler)	8—10[1])
Musanga	(Lecomte)	17,0[2])
Caryota urens	(Semler)	50,0[1])

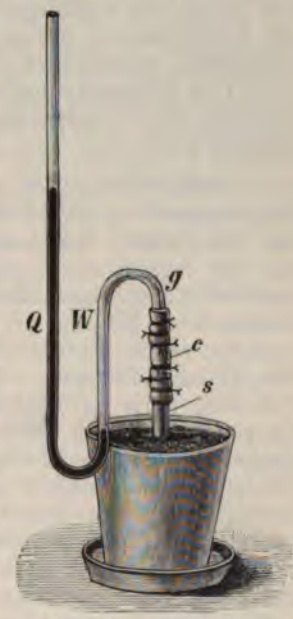


Fig. 12. Auf den Stengelstumpf *s* einer Dahlia ist mittels Kautschukschlauch *c* das Glasrohr *g* aufgesetzt, das zunächst mit Wasser (*W*), dann mit Quecksilber *Q* gefüllt ist. (Aus Bonner Lehrbuch.)

Der maximale Ausfluß wird gewöhnlich nicht sofort nach Anbringen der Wunde erreicht, meist tritt eine allmähliche Steigerung und später wieder eine Abnahme ein, ohne daß man dafür äußere Ursachen finden könnte. Sehr deutlich zeigt sich dieses An- und Abschwellen in zahlreichen Tabellen Baranetzkys (1873) sowie auch in der folgenden Zahlenreihe, die Molisch (1898) für Arenga saccharifera gibt. Notiert sind die Ausflußmengen in ccm für 14 Tage:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Tag	440	500	1500	1400	1300	2050	1640	—	—	—	—	—	—	—
Nacht	675	1080	2175	2900	3350	1350	—	—	—	—	—	—	—	—
Zus. i. 24 Std.	1115	1580	3675	4300	4650	3400	—	1440	3600	2500	1140	700	175	0

Betrachtet man die in 24 Stunden produzierten Saftmengen, so sieht man hier in der Tat eine allmähliche Zunahme bis zum Maximum am 5. Tag, sodann aber eine Abnahme, bis am 14. Tag Null erreicht

[1]) Ob Semlers Angaben zuverlässig sind, muß dahingestellt sein. Molisch hat keine so großen Zahlen bekommen wie er.

[2]) Berechnet nach dem Ergebnis in 10 Stunden.

ist. Dabei ist aber zu bemerken, daß die Abnahme keineswegs ganz gleichmäßig erfolgt; vielmehr weist der 9. Tag ein zweites Maximum auf. Dieses zweite Anschwellen könnte ja durch äußere Umstände veranlaßt sein; indes kehren derartige Unregelmäßigkeiten, meist sogar noch viel auffallendere in allen Versuchen wieder, auch in den im Laboratorium unter möglichst gleichmäßigen Bedingungen angestellten, so daß man wohl annehmen darf, die Pflanze arbeite aus inneren Gründen ungleich. — Die Tabelle lehrt außerdem noch etwas anderes: die Ausflußmengen am Tag stehen denen der Nacht bedeutend nach.

Große Verschiedenheiten zeigen sich wieder in der Dauer des Saftausflusses nach Anbringen der Wunde. So dauert die Sekretion bei den Palmen manchmal 2—3 Monate, bei Arenga mehrere Jahre, und für Agave americana, deren Saft gerade so wie der der Palmen zur Bereitung eines alkoholischen Getränkes dient, gibt schon Humboldt 4—5 Monate als Blutungsdauer an. Geringer ist diese bei unseren einheimischen Bäumen (1. Monat) und am geringsten wohl bei kleinen Pflanzen. Für letztere werden meist einige Tage angegeben, doch ist wohl diese untere Grenze der Blutungsdauer nicht als genau bestimmt zu betrachten. Es treten nämlich an der Schnittfläche, sowohl durch die Tätigkeit der Pflanze, wie durch Bakterien, häufig Veränderungen ein, die eine Verstopfung der Gefäßlumina herbeiführen und damit dem Wasseraustritt ein Ziel setzen. Erneuert man die Schnittfläche, so kann man nicht selten den Wiederbeginn des Blutens konstatieren. Diese Erneuerung der Schnittfläche ist aber gewiß nicht bei allen Versuchen ausgeführt worden. Uebrigens muß ja in einem isolierten Wurzelstumpf früher oder später die Wassersekretion notwendig aufhören, weil er ohne die Ernährung durch die Blätter zugrunde geht.

Da die Dauer des Blutens und die tägliche Ausflußmenge spezifisch und individuell bedeutende Differenzen zeigt, so ist die Menge des ganzen, in einer Blutungsperiode produzierten Saftes eine sehr verschieden große. Enorme Zahlen werden, wie begreiflich, für die lange und intensiv blutenden Palmen und Agaven angegeben. Agave soll nach Humboldt rund 1000 Liter produzieren, ein einzelner Blütenstand von Arenga müßte nach Semler etwa 250 Liter geben, während Molisch (1898) nur 18—29 Liter bekam. Solche und größere Mengen liefern auch einheimische Pflanzen; Wieler (1893) erhielt z. B. von einer Birke in 8 Tagen 36 Liter. Was nun endlich den Blutungsdruck betrifft, so hat Wieler (1892, 122) eine Zusammenstellung der zahlreichen Bestimmungen über die maximale Druckhöhe gegeben. Indem wir auf sie verweisen, geben wir hier nur einige wenige Daten. Niedrige Drucke sind bei krautigen Pflanzen gefunden: Petunia 7 mm Quecksilber, Chenopodium 16 mm; Ricinus gibt schon 334, Urtica dioeca 462 mm; bei der Rebe fand man 900—1100 und endlich bei der Birke 1390, Clark bei Betula lenta sogar 1924 mm. In Atmosphären ausgedrückt hat Ricinus rund $^1/_2$, Betula lenta $2^1/_2$ Atm.; und das dürften die größten Drucke sein, die durch die „normale" Blutung der Wurzel erreicht werden können. Unter gewissen Umständen, auf die wir alsbald zu sprechen kommen, sind aber auch noch viel höhere Drucke zur Beobachtung gelangt. So hat Figdor (1898) in Stämmen tropischer Bäume Drucke bis zu 6 und 8 in ein-

heimischen Bäumen Boehm (1892) Drucke bis zu 8,6 und Molisch (1902) bis zu 6,4 Atmosphären gemessen.

Wie die Ausflußmenge allmählich steigt, so ist auch der Blutungsdruck nicht von Anfang an in maximaler Höhe entwickelt, sondern er nimmt allmählich zu und später wieder ebenfalls allmählich ab. Den periodischen Schwankungen in der Ausflußmenge entsprechen auch periodische Druckschwankungen; man hat neben unregelmäßigen auch solche mit täglicher und solche mit jährlicher Periode beobachtet. Wenn man auch vermuten muß, daß die gleichartigen Aenderungen in der Ausflußmenge und im Druck von den gleichen Ursachen herrühren, so darf man doch nicht glauben, es beständen zwischen Druck und Menge andere nähere Beziehungen. Es kann bei geringem Druck viel Wasser ausgeschieden werden, es kann auch umgekehrt bei hohem Druck wenig Wasser geliefert werden. Das letztere ist der Fall bei den gerade erwähnten besonders hohen Drucken (Molisch 1902), wo offenbar nur einige wenige Zellen an der Wasserausscheidung beteiligt sind. Zu dem hohen Druck kann es hier kommen, weil diese Zellen von ihrer Umgebung jedenfalls durch wasserundurchlässige Schichten getrennt sind. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch in einer gewöhnlichen Wurzel einzelne Zellen mit ähnlicher Energie Wasser ausscheiden; da aber andere Zellen bei diesem Druck schon Wasser durchfiltrieren lassen, so bekommen wir mit Hilfe des Manometers nur die Resultante aus Sekretion und Filtration und können die maximale Leistung der Einzelzelle nicht erkennen.

Sehr auffallend war es von jeher, daß mehrere Manometer, die in einem Stamm in verschiedener Höhe angebracht sind (Brücke 1844), durchaus nicht immer eine regelmäßige Abnahme des Druckes von unten nach oben bemerken ließen, und daß auch die Druckschwankungen im einzelnen Manometer vielfach unabhängig von denen der anderen verliefen. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung vor allen Dingen darin, daß der Blutungsdruck nicht nur in der Wurzel entstehen kann, sondern auch an beliebigen anderen Stellen in der Pflanze, im Stamm, in Blättern, in Blütenständen etc. Wenn dann solche Stellen, an denen Bluten eintritt, auch nahe benachbart sind, so brauchen sie doch nicht in unbehinderter Kommunikation miteinander zu stehen; dies kann selbst für zwei nahe beisammen liegende Stellen im Holzkörper eines Baumes zutreffen. Warum aber in diesem letzteren Fall die Kommunikation keine offene ist, das werden wir bald erfahren, wenn wir uns jetzt zu den äußeren Bedingungen des Blutens wenden.

Die erste und allgemeinste Bedingung des Blutens ist das Vorhandensein lebender Zellen in der Umgebung der Gefäße. Abtöten der Pflanze hebt das Bluten dauernd auf, und gewisse Einflüsse, die die Lebenstätigkeit der Pflanze lahmlegen, ohne zum Tod zu führen, hemmen auch vorübergehend das Bluten. So konnte Wieler (1893) durch Ausschluß des Sauerstoffs (Sistierung der Atmung) das Bluten sofort zum Stillstand bringen; ebenso wirkt auch Chloroform. Wir schließen daraus, daß das Bluten eine Lebenserscheinung ist.

Eine zweite wichtige Bedingung für das Bluten ist die ausgiebige Versorgung der blutenden Zellen mit Wasser und diese erreicht man durch Förderung der Wasseraufnahme, Hemmung der Wasserabgabe. Man wird also den Boden, in dem die Wurzel sich befindet, reichlich begießen und zur Vermeidung der Transpiration die Luft dunstge-

sättigt halten. Bei unseren Bäumen kann man am bequemsten im ersten Frühjahr, vor dem Laubaustrieb, das Bluten nachweisen, weil da durch die Tätigkeit der Wurzel alle Zellen wassergesättigt sind und weil Transpirationsverluste noch fast ganz ausgeschlossen sind. Fällt man aber im Sommer einen Baum, so sieht man, auch nach gutem Begießen, aus der Schnittfläche kein Wasser austreten, wohl aber bemerkt man, daß auf die Wunde gegossenes Wasser gierig eingesogen wird. Ist auf die Art schließlich reichliche Wasserversorgung des Wurzelsystems eingetreten, dann stellt sich Bluten und ein positiver Wurzeldruck ein; zuvor bestand negativer Druck, wie man zu sagen pflegt, d. h. Druck unter Atmosphärengröße.

Eine dritte Bedingung für das Bluten ist eine gewisse Temperatur, die natürlich bei verschiedenen Pflanzen verschieden hoch bemessen sein muß. Bei 0° bluten nur wenige Pflanzen; andere, wie z. B. der Kürbis, beginnen erst bei 7—9° C; mit der Steigerung der Temperatur nimmt bei allen Pflanzen die Blutungsmenge zu, doch fehlt es noch an eingehenden Detailstudien in dieser Hinsicht. — Ausser den genannten drei Faktoren ist endlich auch das Licht noch von Bedeutung; wir gehen darauf nicht ein. Schwankungen dieser Faktoren müssen nun von entsprechenden Aenderungen in der Ausflußmenge und in der Druckhöhe begleitet werden, und es liegt nahe, die periodischen Aenderungen, von denen oben die Rede war, auf diese äußeren Faktoren zurückzuführen. Durch die Studien Baranetzkys schien das in der Tat nachgewiesen zu sein, allein nach neueren Erfahrungen dürfte diese Erklärung der Periodizität des Blutens nicht ganz zutreffen.[1])

Zu den besprochenen Faktoren kommt in manchen Fällen noch ein weiterer: die Verwundung. Sehr häufig beginnt das Bluten sofort nach Anbringen der Wunde, und dann ist klar, daß die Wasserausscheidung in die Gefäße schon vorher bestand; die Wunde schafft nur eine Ausgangsöffnung. In anderen Fällen aber beginnt die Wasserausscheidung erst einige Zeit nach der Verwundung; dann wird sie erst durch die Verwundung hervorgerufen. Bis vor kurzem hatte man geglaubt, der stark zuckerhaltige Saft, der bei gewissen Palmen (Cocos nucifera, Arenga saccharifera) den Wunden jugendlicher Infloreszenzen entströmt, werde durch Wurzeldruck erzeugt. Ein solcher Wurzeldruck existiert aber nach Molisch (1898) bei diesen Palmen gar nicht; weder aus den Stümpfen gefällter Stämme, noch aus angebohrten Stämmen tritt Saft aus, und auch an der Infloreszenz bleibt nach einfachem Anschneiden die Sekretion dauernd aus. Ein Bluten beginnt erst, wenn bei Cocos die Spitzen der Infloreszenz mehrere Tage nacheinander immer wieder aufs neue verwundet worden sind, und bei Arenga scheint sogar eine noch stärkere Reizung nötig zu sein, denn die Malayen pflegen hier 4 bis 5 Wochen vor der

[1]) Ganz unverständlich sind namentlich die individuellen Differenzen. Den frappantesten Fall in dieser Hinsicht beschreibt wohl Wieler, der bei zwei gleich alten und gleich behandelten Exemplaren von Alnus glutinosa unter denselben äußeren Bedingungen ein diametral verschiedenes Verhalten registrierte. Während die eine das Minimum des Ausflusses am Vormittag, das Maximum am Nachmittag aufwies, lag bei der anderen das Minimum am Nachmittag, das Maximum am Vormittag. Berücksichtigt man ferner, daß derselbe Forscher z. B. bei der Birke gar keine Periodizität fand, so wird man einsehen, wie weit wir noch von einer Erklärung dieser Erscheinung entfernt sind.

Blüte mehrmals basale Verwundungen am Kolben durch Klopfen mit dem Holzhammer anzubringen; dann erst beginnt nach Abschneiden des Blütenstandes die Sekretion. Diese Beobachtungen stehen indes nicht vereinzelt da. Bei einheimischen Bäumen sah Boehm (1892) zuerst an Manometern, die schon lange in Bohrlöchern des Stammes angebracht waren, die hohen Drucke von mehr als 8 Atmosphären, von denen oben die Rede war. Molisch (1902) wies dann darauf hin, daß dieselben mit dem Wurzeldruck gar nichts zu tun haben, denn die Bäume waren zu der Zeit des Versuches belaubt und ergaben an frischen Bohrlöchern, wie nicht anders zu erwarten, gar keinen, oder negativen Druck. Es stellt sich also hier erst allmählich infolge der Verwundung und in unmittelbarer Nähe der Wunde die Sekretion ein; sie stammt aller Wahrscheinlichkeit nach aus Zellen, die infolge der Verwundung entstanden oder gewachsen sind. Zugleich treten in der Nähe der Wunde in den Gefäßen verschiedenartige Ausfüllungen der Lumina ein, und diese machen den betreffenden Holzteil für Wasser ganz impermeabel; so erklärt es sich, daß ganz lokal ein bedeutender Blutungsdruck auftreten kann, wenn in der nächsten Nähe sogar Wassermangel herrscht. Molisch spricht in solchen Fällen von lokalem Blutungsdruck, und es ist sehr wahrscheinlich, daß nicht nur bei Palmen und den angeführten Bäumen, sondern auch überall da, wo in abgeschnittenen Zweigen und Blättern Bluten konstatiert worden ist (Pitra 1878), zumeist ein „lokales" Bluten vorliegt — normales Bluten kommt dann vielleicht nur der Wurzel zu.

Daß das Bluten, die einseitige Wasserauspressung aus Parenchymzellen in Gefässe, ein osmotisches Phänomen ist, wird seit Dutrochet allgemein angenommen. Um ein Verständnis für diese einseitige Wasserauspressung zu gewinnen, halten wir uns zunächst an solche Pflanzen, die sehr substanzarme Blutungssäfte produzieren, und da können wir die Annahme machen, die Zelle habe ein für die in der Vakuole gelösten Körper vollkommen impermeables Protoplasma; dann ist die Frage, wie kann aus einer solchen turgeszenten Zelle einseitig Wasser ausgepreßt werden? An der gewöhnlichen Zelle ist der durch die Osmose bewirkte Einstrom von Wasser allseitig gerade so groß, wie der durch den Druck erzeugte Ausstrom; soll also an einer bestimmten Stelle mehr Wasser ausströmen, als an derselben eintritt, so muß dafür an anderer Stelle mehr einfließen als austritt. Zur Erklärung dieses differenten Verhaltens der verschiedenen Seiten der Zelle nahm man früher wohl differente Qualitäten der Plasmamembran an, da man glaubte, die Höhe des osmotischen Druckes sei von der Qualität der Plasmamembran abhängig. Wäre nun die eine Hälfte einer Zelle aus einer Membran gebildet, die einen niedrigeren osmotischen Druck gibt als die andere Hälfte, so müßte auf ihrer Seite tatsächlich fortwährend Wasser ausfließen. Indes die Grundannahme hat sich als irrig erwiesen: wie Pfeffer (1890 S. 303) gezeigt hat und wie nach der kinetischen Theorie des osmotischen Druckes selbstverständlich ist, hängt die Druckhöhe nur von der Zahl der gelösten Moleküle, bezw. Ionen ab und nicht von der Qualität des Plasmas: es muß also eine chemisch und physikalisch differente, insbesondere auch eine dünne oder eine dicke Niederschlagsmembran, so lange sie impermeabel ist, immer denselben Druck geben. Physikalisch korrekt ist dagegen eine Vorstellung, die wir Pfeffer (1877)

verdanken. Wenn in der Zelle an verschiedenen Punkten differente Konzentrationen des Zellsaftes bestehen, so muß auf der Seite der größeren Konzentration der Einstrom den Ausstrom noch überwiegen zu einer Zeit, wo auf der anderen Seite schon Gleichheit zwischen beiden besteht; die Folge ist also einseitiger Wasseraustritt und dieser vermag sich mit einem Druck zu vollziehen, der dem Unterschied in den beiderseitigen Konzentrationen in der Zelle entspricht. Ein solcher Konzentrationsunterschied wäre im physikalischen Experiment nicht zu erhalten, da ja notwendig auf dem Wege der Diffusion ein Ausgleich stattfinden muß; wenn er also in der Pflanze hergestellt und erhalten wird, so muß man sich darüber klar werden, daß dazu ein Energieaufwand nötig ist, wie ihn ja die lebenstätige Zelle jeder Zeit liefern kann, der physikalische Apparat (die Pfeffersche osmotische Zelle) nicht. Damit stimmt dann auch, daß die einseitige Wasserauspressung sofort sistiert wird, wenn wir die Zellen durch Sauerstoffentziehung oder durch Chloroform zu nicht lebenstätigen, rein physikalischen Apparaten herabdrücken.

Eine ganz andere Vermutung über die Ursache einseitiger Wasserausscheidung hat Godlewski (1884) gewonnen. Er nimmt fortdauernde Schwankungen der osmotischen Druckhöhe an, indem osmotisch wirksame Substanz verschwinden und wieder neu gebildet werden soll. Bei jeder Senkung des osmotischen Druckes kommt es zu einer Wasserauspressung durch Kontraktion der elastisch gespannten Zellwand, und wenn solche Kontraktionen in längeren oder kürzeren Zeiträumen aufeinander folgen, so macht die Zelle geradezu Pulsationen. Obwohl diese Vorstellung manches für sich hat, so scheint sie uns doch nicht ganz richtig zu sein; denn erstens ist nicht einzusehen, warum bei diesen Pulsationen das Wasser nur einseitig austreten sollte, zweitens müßte doch mit der Zunahme der osmotischen Substanz auch das vorher in das Gefäß ausgeschiedene Wasser wieder eingezogen werden.

Eine dritte Vorstellung berücksichtigt vor allen Dingen die konzentrierten Blutungssäfte. Man kann annehmen, daß außerhalb der wasseraustreibenden Zelle, in ihrer Membran oder in der Membran des Gefäßes osmotisch wirksame Substanzen entstehen, die also dann auf dem Wege osmotischer Saugung der Zelle Wasser entziehen; die Zelle wäre also nur passiv an dem Vorgang beteiligt. In der Tat ist eine solche Art von osmotischer Wasserentziehung bei den „Nektarien" sicher konstatiert, ob sie aber auch bei den Erscheinungen des Blutens eine Rolle spielt, ist durchaus zweifelhaft. Wieler hat berechnet, daß der osmotische Druck des Blutungssaftes der Birke bis zu $2^1/_2$ Atmosphären steigen kann, so daß man wohl daran denken konnte, den tatsächlich beobachteten Blutungsdruck dieses Baumes als einen osmotischen zu betrachten. Und noch mehr könnte man bei den stärker zuckerhaltigen Säften von Acer, Agave und Palmen diese Möglichkeit in Anspruch nehmen. Es ist aber ganz ausgeschlossen, den Blutungsdruck allgemein als osmotischen Druck in diesem Sinne zu betrachten, denn man findet durchaus keine Proportionalität zwischen der Druckhöhe des Saftes und seiner Konzentration; insbesondere ist auf die Rebe hinzuweisen, die bei hohem Druck wenig konzentrierten Blutungssaft besitzt. Zudem hat Wieler direkte Versuche angestellt; er hat osmotisch wirksame Lösungen in die Ge-

fäße von Wurzelstümpfen einsaugen lassen, ohne daß dadurch Bluten hätte erzielt werden können.

Uebrigens kann man schwerlich annehmen, daß so große Zuckermengen, wie sie aus Palmen und Agave etc. gewonnen werden, aus der Membran der Zellen hervorgehen; sie müssen im Innern der Zelle erzeugt worden sein. Damit sie aber das Plasma passieren können, darf dieses nicht in dem Maße impermeabel sein, wie wir das bisher voraussetzten. Sowie wir aber eine einseitige Permeabilität des Plasmas annehmen, sind wiederum die Bedingungen der einseitigen Wasserauspressung gegeben, weil ja dadurch eine dauernde Differenz in der Konzentration des Zellsaftes an verschiedenen Seiten der Zelle gegeben ist. Wenn also die Qualitätsdifferenz der Plasmamembran an verschiedenen Stellen der Zelle in Undurchlässigkeit einerseits und partieller Durchlässigkeit andrerseits besteht, kann tatsächlich ein einseitiger Flüssigkeitsaustrieb erfolgen; man beachte aber, daß dann niemals reines Wasser, sondern immer Zellsaft, der freilich stark verdünnt sein kann, herausfiltriert.

Zurzeit sind wir nicht in der Lage, entscheidende Gründe für die eine oder die andere Erklärungsmöglichkeit des Blutens zu geben, doch wird man nach Abwägung der Wahrscheinlichkeiten sich am meisten der Ansicht zuneigen, daß Bedingung des Blutens eine Konzentrationsdifferenz des Zellsaftes an zwei Zellseiten sei, die manchmal durch Energieaufwand der Zelle, manchmal aber auch durch einseitige Permeabilität des Protoplasmas erzielt und unterhalten wird.

Das Bluten, so wie es bisher behandelt wurde, ist zwar für den Pflanzenphysiologen von größter Wichtigkeit, für die Pflanze selbst aber ist es ein schädlicher und pathologischer Vorgang. Denn gleichgültig, ob aus der Wunde reines Wasser, oder eine konzentrierte Zuckerlösung ausfließt, immer erleidet die Pflanze einen Stoffverlust ohne jegliche Kompensation. Nun findet aber eine Ausscheidung von Wasser in die Gefäßbahnen unter Druck auch in der intakten Pflanze statt. Wir können diese meist nicht konstatieren, weil eben gewöhnlich erst nach Anbringen von Wunden die Wassersekretion sichtbar wird. Aber schon der Umstand, daß zu gewissen Zeiten und bei bestimmten Pflanzen die Wasserausscheidung sofort mit dem Abschneiden eines Astes beginnt, macht es sicher, daß auch schon ohne Verletzung ein Blutungsdruck in der Pflanze bestand. Und in der Tat gibt es ganz sichere Beweise dafür. Th. Hartig (1853, 1862) hat schon die Beobachtung gemacht, daß im Frühjahr, vor dem Austreiben, an den Knospen der Hainbuchen und anderer Bäume Saft austritt, ohne daß Verwundungen sichtbar wären. Strasburger (1891, S. 840) hat dann später gezeigt, daß diese Tropfenausscheidung eine Folge des Blutungsdruckes ist und daß die Tropfen aus den Narben vorjähriger Blätter herausquellen, deren Korkschicht sie abgesprengt haben. Die Erscheinung ist keineswegs jedes Jahr und bei allen Hainbuchen beobachtet worden, und deshalb darf man wohl schließen, daß ein besonders hoher Blutungsdruck nötig ist, erstens, um das Wasser bis in die Zweigspitzen zu pressen, zweitens um die Widerstände zu überwinden, die seinem Austritt an den Blattnarben noch entgegenstehen.

Was bei den Bäumen als Seltenheit vorkommt, das ist bei vielen krautigen Pflanzen Regel: unter günstigen Bedingungen, vor allem bei starker Bodenfeuchtigkeit und bei gehemmter Transpiration, also besonders des Nachts, wird hauptsächlich wohl durch die Tätigkeit

der Wurzel in das ganze Gefäßsystem dieser Pflanzen Wasser mit solcher Gewalt eingepreßt, daß an Orten geringeren Filtrationswiderstandes eine Ausscheidung in Tropfenform erfolgt. Ein berühmtes Beispiel für diese Erscheinung liefern die Blätter von Colocasia antiquorum, und auch bei anderen Aroideen, z. B. bei Remusatia vivipara läßt sich ähnliches beobachten. Die Tropfen werden hier ausschließlich an der Blattspitze ausgeschieden und folgen einander sehr rasch; bei Colocasia konnte Duchartre (1859) 10—15, im Extrem sogar 30 Tropfen in der Minute von der Blattspitze herabfallen sehen. Nun fließt aber jeder abfallende Tropfen aus 5—6 kleineren aus der Pflanze ausgepreßten Tröpfchen zusammen; die Pflanze produziert also im Maximum 180 Tropfen in der Minute, 3 in der Sekunde, und die Gesamtmenge der Flüssigkeit, die im Laufe einer Nacht ausgeschieden wird, beträgt im allgemeinen etwa 10 g, kann aber im Maximum bis über 22 g steigen. Der Saft enthält sehr wenige Körper in Lösung; Berthelot, der auf Duchartres Veranlassung eine Analyse ausführte, konnte erst an einer Menge von 400 g nachweisbare Spuren von organischer Substanz und Asche konstatieren, so daß man also hier praktisch von reinem Wasser reden kann.

Im wesentlichen die gleiche Erscheinung, meist nur dem Grad nach von der bei Colocasia beobachteten verschieden, findet man nun auch bei zahlreichen einheimischen oder bei uns kultivierten Pflanzen. Nach warmen Nächten bemerkt man an der Blattspitze, den Blattzähnen, nur selten auch an anderer Stelle der Blätter kleine, wie Tautröpfchen aussehende Wassertropfen. Daß sie ihre Entstehung der Pflanze selbst und nicht etwa dem Tau verdanken, ist leicht nachzuweisen; es genügt hier hervorzuheben, daß sehr häufig nur die jüngeren Blätter die Tropfen tragen, während Tautropfen doch ebensogut auch an älteren entstehen müßten. Diese Wassertropfen vergrößern sich allmählich, fallen auch ab und werden durch neue ersetzt, aber niemals werden wohl so große Flüssigkeitsmengen wie bei Colocasia sezerniert. Bekannte Beispiele für Tropfenausscheidung liefern die Blattspitzen der Gräser, die Blattzähne von Fuchsia, Alchemilla, Brassica, Kartoffel. Tropaeolum, viele Urticaceen und Moraceen scheiden nicht nur am Blattrand, sondern auch auf der Blattfläche Wasser aus.

Diese Wasserausscheidung wird durch besondere Organe, die sog. „Hydathoden" vermittelt. Meistens sind dies Spaltöffnungen, die durch besondere Größe, vielfach auch durch Unbeweglichkeit der Schließzellen von den gewöhnlichen Organen dieser Art sich unterscheiden und deshalb den besonderen Namen „Wasserspalten" erhalten haben. Sie finden sich einzeln oder zu mehreren an den Orten, wo die Wasserausscheidung erfolgt, und durch sie verläßt das Wasser, das sich zuvor in einem der „Atemhöhle" (vgl. S. 47) entsprechenden Raum angesammelt hat, den Körper der Pflanze. Gewöhnlich sind es nur die Enden der Gefäßbündel, welche in Beziehung zu den „Atemhöhlen" treten. In den einfachsten Fällen (Gräser und Vicia saepium, Fig. 13) geschieht dies derart, daß die letzten Tracheiden unmittelbar unter der Atemhöhle hinlaufen; manchmal grenzen kleine Oberflächenstücke derselben direkt an diesen großen Intrazellularraum an, anderwärts sind sie durch sehr locker aneinander gereihte gewöhnliche Parenchymzellen von ihm getrennt. Das wesentliche ist das Auftreten von Lücken zwischen den Zellen, während ja sonst

das die Gefäße umgebende Parenchym lückenlos schließt. In den weiter entwickelten Organen, wie wir sie z. B. bei Fuchsia und Primula (Fig. 14) finden, weichen die Tracheiden am Ende des Bündels pinselförmig auseinander und zwischen sie tritt ein Parenchym, das auch den ganzen, nicht unbedeutenden Raum zwischen Bündelende und

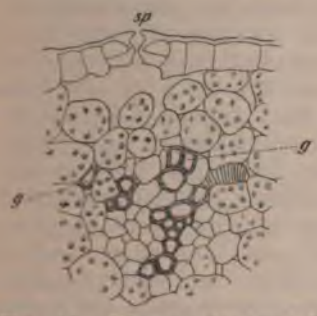


Fig. 13. Wasserspalte von Vicia faba im Querschnitt. *sp* die Spalt-Öffnung. *g* Gefäße, die an Interzellularen angrenzen. (Nach HABERLANDT, 1895 Taf. 3.)

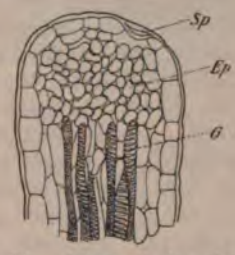


Fig. 14. Längsschnitt durch den Blattzahn von Primula sinensis. *Sp* Spalte. *Ep* Epithem. *G* Gefäße. (Nach HABERLANDT, 1895 Taf. 4.)

Wasserspalte erfüllt. Dieses Parenchym (Epithem; Ep. Fig. 14) ist viel kleinzelliger als das Mesophyll und von diesem manchmal durch eine verkorkte Scheide getrennt; die einzelnen Zellen lassen zwischeneinander auch hier deutliche interzellulare Lücken, die übrigens, auch wenn keine Sekretion erfolgt, immer mit Wasser erfüllt zu sein scheinen.

Bei den genannten Pflanzen (vielleicht mit Ausnahme der Urticaceen und Artocarpeen) spielen die Epitheme lediglich die Rolle eines Filters. Nur wenn ein positiver Blutungsdruck in den Gefäßen entwickelt wird, tritt Wasserausscheidung ein und diese erfolgt am Orte des geringsten Widerstandes; das Wasser verläßt die Tracheiden, tritt in die Interzellularen des Epithems und gelangt so schließlich ins Freie. Dementsprechend fördern dieselben äußeren Umstände, die den Blutungsdruck steigern, auch die Tropfenausscheidung und man kann diese durch genügende Wärme, Feuchtigkeit des Bodens und der Luft auch zu Zeiten hervorrufen, wo sie normalerweise an der Pflanze nicht beobachtet werden können. Daß wirklich der im Gefäßsystem herrschende Druck Ursache der besprochenen Erscheinung ist, das hat man schon lange dadurch erwiesen, daß auch an abgeschnittenen Zweigen Tropfenausscheidung erzielt werden kann, wenn man in ihre Schnittfläche Wasser mit einem Druck von ca. 20 cm Quecksilber einpreßt. Nimmt man statt Wasser einen in Wasser gelösten Farbstoff, der in das Plasma nicht eindringen kann (MOLL 1880), so sieht man diesen Farbstoff unverändert aus dem Blattzahn herauskommen; ein Zeichen dafür, daß die Epitheme nicht mit ihren lebenden Zellen an der Filtration beteiligt sind. Und vielleicht noch schärfer hat HABERLANDT (1894) das erwiesen, denn er zeigte, daß auch nach Abtöten des Epithems, z. B. durch Sublimat, die Wasserausscheidung ungehindert fortdauert. Dagegen fand HABERLANDT bei den Urticaceen und Artocarpeen die Wasser-

ausscheidung nach Tötung der Epitheme sistiert und deshalb schrieb er hier den Epithemen eine ganz andere Funktion zu; sie sollen „aktiv" Wasser auspressen. Andere Autoren (z. B. SPANJER 1898), konnten das nicht bestätigen, und so ist es z. Z. zweifelhaft, ob neben „Filtrations"epithemen auch „aktive" Epitheme existieren.

Sichergestellt ist aber die Existenz „aktiver" Hydathoden dennoch. Es sind nämlich vielfach Epidermiszellen, namentlich solche, die in Haare auswachsen, als Hydathoden erkannt worden. Als Beispiel seien die in den Blatthöhlen von Lathraea (GOEBEL 1897, HABERLANDT 1897) vorkommenden Trichome und besonders die Drüsenhaare vieler Insektivoren genannt. Schon der Umstand, daß ein direkter Gefäßbündelanschluß zu diesen im allgemeinen nicht hergestellt ist, läßt den Wasseraustritt durch einfache Filtration hier unmöglich erscheinen. Die Wasserversorgung dieser Haare geschieht also offenbar auf osmotischem Wege und die Tätigkeit ihrer Zellen ist die gleiche, wie bei den Parenchymzellen der Wurzel, die Wasser in die Gefäße pressen; ein Unterschied zwischen beiden ist also nur in der Lage im Pflanzenkörper gegeben, und wir wollen alle Organe, die einseitig Wasser auspressen, „Wasserdrüsen" nennen.

Wir bezeichneten oben den Saft, der aus den Blattspitzen von Colocasia hervorquillt, seiner chemischen Beschaffenheit nach als „Wasser". Trifft diese Benennung auch bei Colocasia zu, so stimmt sie bei anderen Hydathoden, und zwar sowohl bei passiven wie bei aktiven durchaus nicht immer. Sehr häufig kommt z. B. ein Gehalt von kohlensaurem Kalk zur Beobachtung, der dann nach Verdunstung des Wassers einzelne Krystalle oder eine ganze Kalkkruste bildet. Beispiele liefern die Filtrationshydathoden der Saxifragaarten, deren in einer Vertiefung sich bildende Kalkschüppchen ja bekannt genug sind; von aktiven Hydathoden kommen namentlich die eben genannten Haare von Lathraea in Betracht. Bei diesen muß also das Protoplasma für Kalksalze permeabel sein, und entsprechend zeigt sich in anderen Fällen eine Permeabilität für andere Stoffe. So finden sich bei manchen Tamaricaceen und Plumbagineen eigentümliche Drüsen, durch deren Tätigkeit diese Pflanzen mit einer grauen Salzkruste, die hygroskopisch Wasser ansaugt, überdeckt werden (MARLOTH 1887). Haare, die saure Flüssigkeiten abscheiden, sind mehrfach beschrieben, so von STAHL (1888) bei Cicer arietinum, Circaea lutetiana und Epilobium hirsutum, und in größter Verbreitung finden sie sich bei den Insektivoren, wo die Sekretion von Säure neben der eines eiweißlösenden Enzyms stattzufinden pflegt (vgl. Vorl. 15). Auch bei vielen Pilzen, sowohl einzelligen, wie Pilobolus, als auch vielzelligen (Penicillium, Peziza sclerotiorum, Merulius lacrymans, Claviceps purpurea) hat man Tropfenausscheidungen beobachtet, die sich vielfach reich an organischer Substanz z. B. Oxalsäure und Zuckerarten erwiesen. Zuckerausscheidung findet sich außerdem bei höheren Pflanzen sehr häufig in den sog. Nektarien, die vor allen Dingen in den Blüten, doch auch in der vegetativen Region vorkommen. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den Nektarienzellen und den bisher besprochenen Wasserdrüsen existiert nicht; deshalb können wir unter Verweisung auf die Literatur (WILSON 1881, PFEFFER 1892, BÜSGEN 1891, HAUPT 1902) von einer eingehenden Behandlung der Nektarien ganz absehen, zumal eine solche uns doch zu weit von unserem eigentlichen Thema wegführen würde.

Die Uebersicht all der Erscheinungen, die man als „Abgabe flüssigen Wassers aus der Pflanze“ zusammenfassen kann, zeigt um wie verschiedene Vorgänge — rein physiologisch betrachtet — es sich dabei im einzelnen handelt, und deshalb kann man auch gar nicht erwarten, daß sie der Pflanze alle den gleichen oder auch nur einen ähnlichen Nutzen gewähren. Am bekanntesten ist die biologische Bedeutung der Nektarien: sie locken die Insekten an, die bei so vielen Pflanzen die Uebertragung des Pollens auf die Narbe zu besorgen pflegen. Ebenso einleuchtend ist die Bedeutung der Sekretionstätigkeit bei den (später näher zu schildernden) Insektivoren, bei denen ja das Sekret die Verdauung der eingefangenen Insekten ermöglicht und vielfach auch nur dann auftritt, wenn es Gelegenheit hat, zu wirken. Schwieriger sind die anderen oben besprochenen Fälle biologisch zu deuten. Wenn mit der Wasserausscheidung reichliche Abgabe von Kochsalz oder kohlensaurem Kalk verbunden ist, so wird man wohl annehmen können, die Pflanze entledige sich so überflüssiger oder gar schädlicher Substanzen. Den Kalk finden wir ja freilich bei vielen Pflanzen innerhalb des Körpers deponiert, entweder in den Zellen als Oxalat, oder in der Membran als Karbonat und es ist nicht recht einzusehen, daß seine Ausscheidung einen besonderen Nutzen mit sich bringen sollte, zumal da die Kieselsäure nicht ausgeschieden zu werden pflegt; das Kochsalz dagegen kann, wie noch zu zeigen sein wird, in der Tat direkt schädlich wirken, und da bei ihm die Festlegung des wirksamen Bestandteiles, des Chlors, nicht durch Herstellung einer unlöslichen Verbindung erzielt werden kann, so begreift man den Vorteil, den die Ausscheidung gewährt. Ganz andersartig ist der Nutzen, den die Ausstoßung reinen oder fast reinen Wassers mit sich bringen kann. Hier kann die Fortschaffung von Wasser aus dem Pflanzenkörper so wenig das Ziel des Vorganges sein, wie bei der Transpiration. Wenn wir die Bedeutung dieser z. T. in einer Beschleunigung der Nährsalzwanderung erblickten, so werden wir die Tropfenausscheidung als ein Phänomen betrachten müssen, das die Transpiration ersetzt, wo diese aus äußeren Gründen unmöglich ist. Dauernd ist die Transpiration bei den Wasserpflanzen unmöglich, für die vielfach Wasserausscheidung konstatiert ist (Weinrowsky 1899); vorübergehend wird bei vielen Landpflanzen in den Nacht- und Morgenstunden durch die Dampfsättigung der Luft die Transpiration verhindert, und zu diesen Zeiten pflegt dann auch die Tropfenausscheidung sichtbar zu werden. Immerhin können sich nur Pflanzen mit sehr reichlicher Wasserversorgung erlauben, so verschwenderisch mit diesem Stoff umzugehen. In unserer einheimischen Flora sind es außer der Weide wohl nur Kräuter, die in belaubtem Zustand Wasserausscheidung zeigen, während diese in wasserreichen Tropengebieten selbst bei hochstämmigen Lianen gefunden wird. Wird die Ausscheidung flüssigen Wassers durch die Hydathoden in geeigneter Weise unmöglich gemacht, so tritt vielfach Injektion der Interzellularen in den Blättern auf; trotz der Angaben von Lepeschkin (1902), der durch eine solche Wassererfüllung die Tätigkeit der Blätter nicht geschädigt fand, wird man in der Verhinderung einer derartigen Injektion durch die Hydathodentätigkeit noch immer einen Vorteil für die Pflanze erblicken dürfen. — Da wohl alle Hydathoden imstande sind, unter Umständen auch Wasser zu absorbieren, so dürften sie auch in dieser Richtung von Bedeutung sein.

Aber auch da, wo es zu einer Wasserausscheidung nicht kommt, kann der Blutungsdruck für die Pflanze nützlich sein; so hat man z. B. nachweisen können, daß die Entfaltung der Knospen im Frühjahr sehr wesentlich durch den Wurzeldruck gefördert wird. Die Hauptsache für uns ist aber die Frage: was leistet der Wurzeldruck für die Wasserleitung in der Pflanze? Einstweilen haben wir einmal festgestellt, daß er zur Füllung der Gefäße mit Wasser führt — ob er mehr für die Wasserleitung leistet, wollen wir in der nächsten Vorlesung untersuchen.

Literatur zu Vorlesung 5.

Baranetzky. 1873. Abh. Naturf. Ges. Halle **13,** 3.
Boehm. 1892. Ber. D. bot. Ges. **10,** 539.
Brücke. 1844. Annalen d. Physik u. Chemie **63,** 193. Ostwalds Klassiker Nr. 95.
Büsgen. 1891. Der Honigtau. (Jen. Ztschr. f. Naturw.)
Duchartre. 1859. Ann. sc. nat. IV, **12,** 267.
Elfving. 1882. Botan. Ztg. **40,** 714.
Errera. 1886. Botan. Ztg. **42,** 16.
Figdor. 1898. Sitzungsber. Wien. Akad. **107,** I, 641.
Godlewski. 1884. Jahrb. wiss. Bot. **15,** 602.
Goebel. 1897. Flora **83,** 444.
Haberlandt. 1894 u. 1895. Sitzungsber. Wien. Akad. M/N Kl. **103,** I, 489; **104,** I, 55.
— 1897. Jahrb. wiss. Botan. **30,** 511.
Hales. 1748. Statick der Gewächse. Halle.
Hartig, Th. 1853. Botan. Ztg. **11,** 478.
— 1862. Botan. Ztg. **20,** 85.
Haupt. 1902. Flora **90,** 1.
Hofmeister. 1862. Flora **45,** 97.
Humboldt, zit. nach Meyens Pflanzenphysiologie **2,** 85.
Kohl. 1886. Die Transpiration etc. Braunschweig.
Lepeschkin. 1902. Flora **90,** 42.
Marloth. 1887. Ber. D. bot. Ges. **5,** 319.
Molisch. 1898. Sitzungsber. Wien. Akad. M/N. Kl. **107,** I, 1247.
— 1902. Botan. Ztg. **60,** 45.
Moll. 1880. Verslagen u. Meded. Akad. d. Wet. Natuurk. R. 2, Deel 15.
Pfeffer. 1877. Osmotische Untersuchungen. Leipzig.
— 1890. Plasmahaut u. Vacuolen. Abh. Ges. d. Wiss. Leipzig **16.**
— 1892. Studien z. Energetik. Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **18.**
Pitra. 1878. Jahrb. wiss. Bot. **11,** 437.
Reinke. 1902. Ber. D. bot. Ges. **20,** (97).
Sachs, J. 1879. Arb. d. Würzburg. Instituts **2,** 291.
Schröder. 1869. Jahrb. wiss. Bot. **7,** 261.
Semler. 1886. Handbuch d. trop. Agrikultur **1.** Wismar.
Spanjer. 1898. Bot. Ztg. **56,** 35 (cfr. Bot. Ztg. **56,** II, 177, 241, 315).
Stahl. 1888. Pflanzen u. Schnecken (Jen. Ztschr. f. Naturw.), S. 42.
Strasburger. 1891. Bau u. Verrichtungen d. Leitungsbahnen. Jena.
Trécul. 1855. Annal. sc. nat. IV, **3,** 343.
Vesque. 1883. Compt. rend. **97.**
Weinrowski. 1899. Fünfstücks Beitr. **3.**
Westermaier. 1884. Sitzungsber. Berlin. Akad. S. 1110.
Wieler. 1893. Cohns Beitr. z. Biol. **6,** 1.
Wilson. 1881. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen **1,** 8.

Vorlesung 6.

Die Leitung des Wassers II.

Nachdem wir festgestellt haben, wie das Wasser in die Gefäße gelangt, fragen wir jetzt nach den Kräften, die sein Aufsteigen bis zum Gipfel hoher Bäume ermöglichen. Um diese Kräfte nach Größe und Richtung einigermaßen beurteilen zu können, wird es zweckmäßig sein, zunächst über Richtung, Menge, Geschwindigkeit und Höhe des gehobenen Wassers Vorstellungen zu gewinnen. Die Richtung, in der sich das Wasser bewegt, kennen wir freilich für die gewöhnlichen Fälle schon, es ist die Richtung von unten nach oben, von der aufnehmenden Wurzel zu den abgebenden Blättern. Es ist aber von Wichtigkeit zu erfahren, daß die Strömung auch umgekehrt verlaufen kann; demnach fehlen also besondere Vorrichtungen im Innern der Gefäße, die eine Wasserbewegung nur in einer Richtung ermöglichten. Schon die ältesten Physiologen, die mit Vorliebe das Wasseraufsteigen in der Pflanze studierten, stellten fest, daß das Wasser ebensogut von den Zweigspitzen nach der Wurzel zu sich bewegen kann, wie in der normalen Richtung. In neuerer Zeit zeigte Th. Hartig (1861), daß Lösungen gewisser Stoffe in abgeschnittenen Bäumen und Zweigen auch in umgekehrter Richtung den Holzkörper zu durchwandern vermögen, wenn die Spitze anstatt der Basis der Pflanze in sie eintaucht. Bei weitem am schlagendsten aber dürfte ein Versuch sein, den Strasburger an Rotbuchen ausgeführt hat (1891, 938). Er benutzte einen Stamm, der oben mit einem Nachbarstamm verwachsen war und der bis zur Basis reichlich beblätterte Seitenzweige trug. Dieser Stamm wurde am unteren Ende durchschnitten; es waren somit seine Zweige durchaus auf das Wasser angewiesen, das der Nachbarbaum aufgenommen hatte; zu den basalen Zweigen konnte sich aber das Wasser nur in der Richtung von oben nach unten bewegen. Alle diese Zweige blieben aber selbst nach Jahren (Strasburger, 1893) vollkommen frisch; das beweist, daß auch die Menge des Wassers, die in verkehrter Richtung strömte, eine durchaus ausreichende war.

Ueber die Menge des Wassers, die normalerweise in einem Baumstamm geleitet wird, gibt die Größe der Transpiration Aufschluß. Freilich keinen genauen, denn ein Blick auf die welken Blätter der Pflanzen am Abend eines heißen Sommertages zeigt deutlicher als ein Experiment, daß da mehr verdunstet ist, als zugeleitet wurde. Wenn aber am nächsten Morgen die Blätter von neuem straff geworden sind, so müssen sie während der Nacht das Defizit gedeckt haben; man wird also die Wassermenge, die während 24 Stunden transpiriert wird, im allgemeinen ungefähr der in derselben Zeit gehobenen gleichsetzen dürfen. Sie wäre mit ihr identisch, wenn sich nachweisen ließe, daß der Holzkörper eines Baumes in seinem Wassergehalt keine Schwankungen zeige; das ist indes wenig wahrscheinlich. Wir verdanken R. Hartig (1882) höchst mühevolle Untersuchungen über den Wassergehalt des Baumstammes zu verschiedenen Jahreszeiten. Leider wurde bei jeder Bestimmung der ganze Baum gefällt und man weiß daher nicht, wieviel von den Resultaten auf Kosten individueller Schwankungen, wieviel auf die

Jahreszeit zu setzen ist. Wenn man aber sieht, daß bei der Kiefer z. B. bei einer Untersuchung 50 Proz. des ganzen Holzhohlraumes, bei einer anderen Untersuchung aber nur 25 Proz. mit Wasser gefüllt waren, so wird man wohl auch im einzelnen Stamm ähnliche Schwankungen im Wassergehalt vermuten dürfen, und es läßt sich annehmen, daß der Holzkörper einen ungeheuren Wasserspeicher darstellt, der in Zeiten des Ueberflusses (bei gehemmter Transpiration) gefüllt wird, und von dem in Zeiten der Not (bei andauernder Trockenheit) gezehrt wird. In diesem Falle ließe sich also aus der Transpirationsmenge eines einzelnen Tages durchaus kein Schluß auf die Menge des geleiteten Wassers ziehen.

Es läßt sich ferner die Transpirationsgröße eines Baumes nur wenig genau ermitteln, und selbst wenn wir auch die Zahl und den mittleren Durchmesser der Gefäße kennen, so wissen wir noch immer nicht, wieviele von ihnen an der Wasserleitung beteiligt sind. Tatsache aber ist, daß bei den gewöhnlichen Bäumen durchaus nicht der ganze Querschnitt des Holzkörpers in gleicher Weise an der Wasserleitung beteiligt ist. Es fällt von vornherein das ganze sog. Kernholz weg; denn hier sind ja die Getäßlumina durch Thyllen und andere Verstopfungen unwegsam gemacht. Dementsprechend genügt bei typischen Kernholzbäumen (wie z. B. der Eiche) ein Einschnitt, der den ganzen Splint durchsetzt, um die Wasserleitung zu sistieren. Ja in manchen Fällen ist die Splintschicht so schmal, daß sie schon bei einfacher Rindenringelung beschädigt und wasserleitungsunfähig wird (Rhus typhina). Auf der anderen Seite gibt es aber auch Bäume, die gar kein Kernholz ausbilden und die dann vielfach auch in älteren Holzteilen leitend bleiben. Dahin gehört z. B. die Linde, und nur so erklärt sich ihre in der letzten Vorlesung erwähnte langjährige Widerstandskraft nach dem Ringelschnitt; bei einem gewöhnlichen Kernbaum wird der unter einer Ringelstelle gelegene Splint rasch zerstört sein und der Gipfel wird dann abdorren. Wenn nun zwischen Kern und Splint eine scharfe Grenze existierte, und wenn man den ganzen Splint als gleich gut leitend, den ganzen Kern als gar nicht leitend betrachten dürfte, dann ließen sich noch annähernde Schätzungen über den Querschnitt des tatsächlich leitenden Teiles im Holzkörper ausführen. Der Uebergang erfolgt aber ganz allmählich, und nicht selten fangen schon im 2. oder 3. Jahresring Thyllen an, die Gefäßlumina zu verstopfen (Robinia, Wieler 1888). Es wird also im allgemeinen der jüngste Jahresring am besten leiten; die Leitfähigkeit nimmt dann nach dem Zentrum zu immer mehr ab, und dafür funktionieren dann diese Partien vielleicht als Wasserspeicher.

An die Berechnung der Geschwindigkeit der Wasserbewegung aus dem Querschnitt des Leitungssystems und aus der Menge des durchfließenden Wassers ist also gar nicht zu denken. Doch hat man auf andere Weise wenigstens eine gewisse Vorstellung von dieser Größe erhalten können. Sie beruht auf einer von Sachs (1878) ausgearbeiteten Methode, die sich an Versuche von McNab (1871) und Pfitzer (1877) anschließt. Sachs ließ die Pflanzen Lithiumsalpeter durch die Wurzeln aufnehmen, nachdem er zuvor festgestellt hatte, daß diese Substanz, ohne giftig zu wirken, sehr rasch das Plasma durchdringt und in den Gefäßbahnen offenbar mit derselben Geschwindigkeit sich bewegt wie das Wasser selbst. Da Lithium

für gewöhnlich nicht in der Pflanze vorkommt, andrerseits aber auf spektralanalytischem Weg auch in kleinsten Spuren sicher nachzuweisen ist, so konnte die Geschwindigkeit seines Aufstieges bequem verfolgt werden. Einige „Steighöhen pro Stunde", die SACHS so ermittelte, sind nachfolgend zusammengestellt:

Acacia lophantha	Mittel	154,0 cm
Nicotiana Tabacum		118,0 „
Musa sapientum	Mittel	100,0 „
Cucurbita Pepo		63,0 „
Podocarpus macrophylla		18,7 „

Es ist anzunehmen, daß mit diesen Zahlen weder nach unten, noch oben zu die extremen Größen erreicht werden.

Die Höhe endlich, bis zu welcher Wasser gehoben werden muß, ist namentlich bei gewissen Bäumen eine recht beträchtliche; besonders berühmt als Riesen der Pflanzenwelt sind Eucalyptus amygdalina mit 140—152 m und Sequoia gigantea mit 79—142 m Höhe; an sie schließen sich unter den Einheimischen die folgenden an: Abies pectinata (75 m), Picea excelsa (60 m), Fagus silvatica (44 m), Platanus und Fraxinus (30 m).

Diese Betrachtungen ergeben also leider nur ein recht betrübendes Resultat — es ist gar nicht daran zu denken, der Strömung des Wassers so näher zu treten, wie der Physiker an ein derartiges Problem herantritt, denn es fehlen dazu einige der wichtigsten Größen. Unter diesen Umständen kann demnach zurzeit von einer Theorie der Wasserbewegung in der Pflanze gar nicht geredet werden, denn bei keinem der zahlreichen Erklärungsversuche, zu welchen das Problem bisher gereizt hat, ist es möglich gewesen, eine Kalkulation anzustellen, die den Nachweis zu liefern hätte, daß bei dem supponierten Vorgang die gehobene Wasserquantität wirklich so groß sein kann, wie das bei der Pflanze der Fall sein muß. Und solange eine solche Prüfung der Quantitätsfrage noch fehlt, kann man unserer Meinung nach nur von Vermutungen, nicht von Theorien reden.

Wenn wir uns nach diesen Vorbemerkungen nun doch auf eine nähere Besprechung der Kräfte, die beim Wassersteigen mitwirken, einlassen, so kann es sich da nur um kritische Auseinandersetzungen handeln, die zudem auf Vollständigkeit keinen Anspruch machen. Eine historische Aufzählung der zahlreichen Arbeiten, die sich seit HALES mit diesem Problem befaßt haben, wäre zwar interessant, würde aber zu viel Raum in Anspruch nehmen (man vgl. COPELAND 1902).

Man könnte zunächst daran denken, daß das Wasser durch eine in der Wurzel wirkende Druckkraft in die Höhe gehoben werde; daß der Blutungsdruck in diesem Sinne wirken muß, ist ja klar. Es frägt sich nur, ob die Größe dieses Druckes ausreichend ist, um Wasser in die Gipfel der Bäume zu treiben, und ob die Menge des von der Wurzel gelieferten Wassers annähernd ausreicht, um die Transpirationsverluste zu decken. In bezug auf die letzte Frage liegen Versuche von SACHS (1873) vor. Er verglich die Menge des Blutungssaftes, der in bestimmter Zeit aus dem Wurzelsystem krautiger Pflanzen ausfloß, mit der Wassermenge, welche der abgeschnittene und in Wasser stehende Sproß in der gleichen Zeit einsaugte. Eine Wurzel von Nicotiana latissima lieferte in 5 Tagen ca. 16 ccm Blutungssaft; ihr Sproß aber

nahm 200 ccm Wasser auf. Ein ähnliches Mißverhältnis ergab sich auch in allen anderen Fällen. Es ist also sehr wenig wahrscheinlich, daß die sekretorische Tätigkeit der Wurzel an sich ausreicht, das bei der Transpiration verloren gehende Wasser zu ersetzen.[1]) Was nun den Blutungs*druck* betrifft, so können wir — abgesehen von dem lokalen Blutungsdruck, der ja offenbar hier ganz außer Betracht bleiben muß — als sicher konstatiertes Extrem die Angabe Wielers (1893) betrachten, nach der bei einer Birke ein Druck von 139 cm Quecksilber, also fast 2 Atmosphären entwickelt wurde. Ein solcher Druck könnte, wenn wir vom Reibungswiderstand in den Gefäßen ganz absehen, Wasser auf 20 m Höhe treiben, er würde also nicht genügen, um die Spitzen des bis zu 25 m Höhe wachsenden Baumes zu versorgen. Nehmen wir ein anderes Beispiel. Die Edeltanne wird bis 75 m hoch; sollte nun durch den in der Wurzel entwickelten Blutungsdruck Wasser bis zu der Spitze gehoben werden, so müßte dieser mindestens $7^1/_2$ Atmosphären betragen. Tatsächlich aber ist der Blutungsdruck bei allen Coniferen sehr gering; zahlenmäßige Angaben liegen zwar anscheinend nicht vor, es genügt aber zu wissen, daß Hofmeister (1862) behauptet, die Coniferen bluteten überhaupt nicht; wenn dann später durch Wieler (1893) doch Bluten beobachtet werden konnte, so darf man wohl auf ein sehr geringes Maß desselben schließen. Es gibt nun aber noch zahlreiche Pflanzen, bei denen der maximale Blutungsdruck bei weitem nicht ausreicht, um die Gefäße in den Astspitzen und Blättern mit Wasser zu füllen; so finden sich bei Wieler (1893, 122) Angaben, wonach die Druckhöhe von Morus nur 12 mm, Fraxinus 21 mm, Acer pseudoplatanus 169 bis 313 mm Quecksilber beträgt. Außerdem ist aber noch ganz besonders zu berücksichtigen, daß dieser *maximale* Druck überall bei einheimischen Pflanzen nur unter Bedingungen erreicht wird, die eine Abgabe von Wasser stark einschränken. *Ehe* die Belaubung im Frühjahr erscheint, hat man die Erscheinungen des Blutens bei Birke und Rebe beobachtet; mitten im Sommer bedarf es zum Nachweis desselben immer ganz besonderer Maßregeln, die darauf hinzielen, die Transpiration einzuschränken. Zur Zeit starker Transpiration wird aus dem Stumpfe eines gefällten Baumes nicht Wasser ausgestoßen, sondern gierig eingesaugt, und ein Manometer, das seitlich in das Holz eines belaubten Stammes eingesetzt wird, zeigt im allgemeinen durchaus keinen positiven Druck an, sondern einen sog. negativen, d. h. der im Bauminnern herrschende Druck ist geringer als der Luftdruck. Dieser negative Druck, auf den wir schon früher aufmerksam gemacht haben, findet sich nun in besonders auffallender Weise in den beblätterten Zweigen, und damit ist klar, daß ein Blutungsdruck, der sich auch in den Zweigen, Aesten und dem Stamm einstellen kann, und der den in der Wurzel erzeugten unterstützen könnte, während der Transpiration entweder überhaupt nicht existiert oder doch so unbedeutend ist, daß er für die Wasserversorgung der Blätter nicht in Betracht kommt. Und selbst bei krautigen Pflanzen trifft das zu, denn v. Höhnel (1879) sah an Gräsern, die in den Morgenstunden infolge Ueberfüllung ihres Gefäßsystems Wasser in Tropfenform ausschieden, in den Mittagsstunden, bei lebhafter Transpiration

[1]) Zu bedenken ist aber, daß mit dem Abschneiden des Sprosses Veränderungen in der Wurzel eingetreten sein können.

einen ansehnlichen negativen Druck. Darum können wir dem Blutungsdruck keine fundamentale Bedeutung bei der Wasserleitung zuschreiben; aber freilich, wo er vorhanden ist, muß er mit zur Hebung des Wassers beitragen.

Wenn demnach das Wasser nicht durch Druck von unten her in die Höhe gepreßt wird, so werden wir uns nach einer Kraft umsehen müssen, die am oberen Ende der Pflanze ihren Sitz hat, und die das Wasser in die Höhe saugt. Eine solche Saugkraft haben wir in der Transpiration schon kennen gelernt; sie tritt uns z. B. bei den Ver-

Fig. 15.

Fig. 16.

Aus Detmer, Kleines pflanzenphysiologisches Praktikum (Fig. 77 u. 78).

suchen mit dem Potetometer deutlich entgegen. Noch viel anschaulicher aber können wir die Saugkraft demonstrieren, wenn wir transpirierende Sprosse einer langen Glasröhre luftdicht anfügen, die Glasröhre mit Wasser füllen und mit dem unteren Ende in Quecksilber eintauchend aufrichten (Fig. 15). Der Zweig fährt fort Wasser mit seiner Schnittfläche aufzunehmen, und in dem Maße, als dieses aus der Glasröhre verschwindet, tritt Quecksilber an seine Stelle. Die Steighöhe des Quecksilbers dient uns dann direkt als Maß für die Größe der Saugung. Es handelt sich bei dieser Saugung zunächst einmal um einen rein physikalischen Prozeß, und wir wollen diesen deshalb auch zuerst an einem physikalischen Apparat studieren. Wir verwenden eine oben trichterförmig erweiterte Glasröhre, die mit Pergamentpapier verschlossen und mit Wasser gefüllt ist (Fig. 16); ihr unteres

Ende taucht in Quecksilber. Das Pergamentpapier verliert nun durch Verdunstung sein Quellungswasser und saugt dafür Wasser aus dem Rohr an; dieses wird durch Quecksilber ersetzt. Da auf der Außenseite der Membran Atmosphärendruck, auf der Innenseite aber ein um das Gewicht der Wasser- bezw. später der Quecksilbersäule verminderter Atmosphärendruck herrscht, so wird durch gewöhnliches Pergamentpapier leicht Luft ins Innere eindringen, zwischen Membran und Wasser sich ausbreiten und somit einer weiteren Hebung von Quecksilber ein Ziel setzen. Askenasy (1895) hat deshalb das Pergamentpapier durch einen Gipsblock ersetzt, der in feuchtem Zustand weniger permeabel für Luft ist. Wenn dann, in dem Maße als das Quecksilber höher und höher steigt, der Unterdruck im Innern des Apparates größer und größer wird, dann wird, gerade wie unter der Luftpumpe, Luft aus dem Wasser entweichen und ebenfalls ein weiteres Steigen hindern. Nimmt man aber ausgekochtes Wasser, so bekommt man ganz bedeutende Steighöhen; in Versuchen Askenasys (1896) z. B. stieg einmal bei 76,2 cm Barometerstand das Quecksilber im Steigrohr auf 82 cm, ein anderesmal auf 89 cm bei 75,3 cm Luftdruck. Und wahrscheinlich wären noch höhere Werte ermittelt worden, wenn der Gipspfropf der an ihn gestellten Forderung der Undurchlässigkeit für Luft vollkommen entspräche.

Diese den Barometerstand übertreffenden Steighöhen sind auf den ersten Blick überraschend, weil sie anscheinend der Lehre vom Torricellischen Vakuum widersprechen. Es frägt sich also: wie erklären sie sich, und wie weit kann theoretisch die Steighöhe gebracht werden?

Wenn wir an Stelle des verdunstenden Gipsblockes eine Luftpumpe saugen ließen, und wenn die Steigröhre anfangs mit Luft erfüllt wäre, dann würde freilich mit Erreichung der dem Atmosphärendruck entsprechenden Steighöhe ein Vakuum entstehen müssen. Zu der Bildung eines solchen in unserem Versuch dagegen müßte erst die Adhäsion zwischen Wasser und Gipsblock, Wasser und Glaswand oder die Kohäsion der Wasserteilchen überwunden werden. Daß es sich bei der Adhäsion um gewaltige Kräfte handelt, ist bekannt genug, dagegen hat man die Kohäsion des Wassers auf Grund älterer physikalischer Experimente ganz bedeutend unterschätzt, und es ist ein großes Verdienst von Askenasy und Dixon, auf die wirkliche Größe derselben aufmerksam gemacht zu haben. Eine exakte Messung der Größe der Kohäsion steht freilich noch aus, doch können wir uns einstweilen mit den von Dixon und Joly (1895, b S. 570) ermittelten Resultaten begnügen, nach denen ein Zug von mindestens 7 Atmosphären nötig ist, um eine Wassersäule zu zerreißen. Aller Wahrscheinlichkeit dürfte der wahre Wert der Kohäsionsfestigkeit des Wassers noch erheblich höher liegen. Es müßte also an einem verdunstenden Gipsblocke eine Wassersäule von 70 m Höhe oder mehr, eine Quecksilbersäule von etwa $5^1/_2$ m angehängt werden können, wenn nur keine Luft durch den Gips eintreten kann. Nach den Auseinandersetzungen von Reingamun (1896) und Nernst (1900) müßten sogar Wassersäulen von beträchtlich größerer Länge durch Transpiration gehoben werden können.

Ersetzen wir nun den Gipsblock in Askenasys Versuch durch eine Pfeffersche Zelle (S. 17), so würden wahrscheinlich auch experimentell höhere Steigwerte zu erzielen sein, Werte, die die Höhe des Luft-

druckes ganz bedeutend übersteigen. In dieser Form aber würde der Apparat eine größere Aehnlichkeit mit den in der Pflanze gegebenen Verhältnissen darbieten: der Pfefferschen Zelle entspricht eine Parenchymzelle des Blattes, der Glasröhre ein Gefäß. Wir nehmen an, die Zelle grenze mit der einen Fläche direkt an einen Intercellularraum, und das Gefäß, an das sie auf der anderen Seite anstößt, sei mit Wasser gefüllt, tauche am unteren Ende in Quecksilber, und seine Wand sei wie unsere Glasröhre für Luft impermeabel. Wenn dann mit dem Beginn der Transpiration der Zellsaft sich konzentriert, dann wird er Wasser aus dem Gefäß aufnehmen und das Quecksilber muß steigen. Es frägt sich nun: wie hoch? Stellen wir uns z. B. vor, das Quecksilber sei 150 cm hoch gestiegen, dann muß es zwar von der Zelle gehalten werden, das ist keine Frage; aber man darf durchaus nicht glauben, daß es die Zelle nicht beeinflusse. Es muß vielmehr eine Saugung auf sie ausüben, ganz ebenso, wie wenn wir einseitig eine osmotisch wirkende Lösung der Zelle genähert hätten. Wenn nun die Höhe des Quecksilbers noch größer wird, so kommt schließlich ein Moment, in dem diese Saugung ebenso groß ist, wie der osmotische Druck im Zellinnern. Und wenn dieser Punkt gar überschritten ist, so muß das Quecksilber wie eine plasmolysierende Lösung wirken. Damit ist aber eine weitere Wasseraufnahme von seiten der Zelle ausgeschlossen, es tritt ja umgekehrt Wasser in das Gefäß und damit hört dann das Steigen des Quecksilbers auf.

Solche Betrachtungen führen also zu dem Schluß, daß kontinuierliche Wassersäulen in den Gefäßen, wenn sie auch vermöge der großen Kohäsion des Wassers nicht zerreißen, doch für eine leichte Hebung des Wassers nicht sehr geeignet erscheinen. In dem Maße, als sie länger werden, wird die Wasseraufnahme der Blattzellen immer schwieriger, und endlich muß sie ganz aufhören. Wir sind aber aus mehreren Gründen nicht imstande, zu kalkulieren, wie lange die Wassersäulen tatsächlich sein können. Denn erstens wissen wir nicht, ob die höchsten Bäume nicht vielleicht besonders hohe osmotische Drucke in ihren Blättern haben[1]); zweitens bemißt sich die Saugung der Wassersäule nicht nach ihrer Länge allein, sondern auch nach der Reibung, die sie beim Sinken an den Gefäßwänden, sowie nach dem Widerstand, den sie beim Durchsetzen der lebenden Zellen der Wurzel finden würde.

Wenn wir den Versuch machen wollen, den Reibungswiderstand, den das Wasser (ebenso beim Steigen wie beim Sinken) im Holzkörper eines Baumes erfährt, zu untersuchen, so müssen wir uns notwendig zuerst näher über den Bau der Gefäße orientieren und vor allen Dingen darauf achten, in welchen Punkten diese von der Glasröhre, die uns bisher als Modell gedient hat, abweichen; wir haben also Länge, Weite und Membranbeschaffenheit der Gefäße zu studieren.

Die Länge der Gefäße ist je nach ihrer Entwicklungsweise eine sehr verschiedene. Man pflegt zwei Extreme zu unterscheiden und kann diese als Tracheen und Tracheiden bezeichnen.[2]) Die Trache-

[1]) Dixons (1896) Bestimmung des osmotischen Druckes in Blättern ist keineswegs einwandsfrei.

[2]) Gewöhnlich wird der Name „Gefäß" als synonym mit „Trachee" verwendet. Wir folgen hier in der Benennung dem Vorschlage Rotherts (1899); die kurze Gesamtbezeichnung „Gefäß" für Tracheen und Tracheiden ist für morphologische und phy-

iden sind weiter nichts als stark in die Länge gewachsene Zellen, die allseitig geschlossen bleiben, die Tracheen aber sind Zellzüge, die in bestimmter Richtung den Pflanzenteil durchziehen, und die durch Auflösung der Querwände ihre Lumina zu einem einzigen langen Hohlraum vereinigt haben. Im allgemeinen sind deshalb die Tracheiden kürzer als die Tracheen und auch in der Breitendimension stehen sie letzteren nach. Aus der nachstehenden Tabelle können nähere Angaben über die Dimensionen einiger Gefäße entnommen werden:

		Weite in mm	Länge
Tracheiden von	Dicotylen	—	0,16—1 mm
	Pinus	bis 0,03	4 mm
	Musa u. Canna	0,1	10 mm
	Nelumbium	0,6	120 mm
Tracheen von	Mucuna sp.	0,6	—
	Calamus Draco	0,562	—
	Wistaria sinensis	0,200	bis 3 m
	Aristolochia	0,14	3 m u. mehr
	Eiche	0,2—0,3	2 m u. mehr
	Esche	0,14	—
	Buche	0,028	—
	Ficus	—	10—66 cm

Wenn wir uns nun vorstellen, daß das durch die Transpiration der Zweige verlorene Wasser in den Gefäßen in der gleichen Weise nachströmt, wie in der Glasröhre des Askenasyschen Apparates, dann werden offenbar die Tracheen weit geeigneter sein für die Wasserleitung als die Tracheiden. Denn erstens sind sie weitere Röhren als die Tracheiden, und ein bekanntes Gesetz der Physik sagt, daß die Flüssigkeitsmengen, die bei gleichem Druck durch zwei Röhren strömen, der vierten Potenz des Radius proportional sind. Zweitens sind die Gefäße nur selten von Querwänden unterbrochen, jede Querwand aber bildet einen Widerstand für die Wasserbewegung. Käme also nur der Widerstand in den Leitungsbahnen in Betracht, so wären die längsten und weitesten Gefäße offenbar die bestgeeigneten. Wenn wir aber bei der Mehrzahl der Pflanzen neben langen und weiten Tracheen auch enge und kurze Tracheiden finden, so werden wir vermuten dürfen, daß dieser Verschiedenheit in der Form der leitenden Elemente auch eine verschiedene Funktion entspricht — worin aber die Arbeitsteilung zwischen den beiderlei Elementen liegt, das wissen wir nicht. Es ist nur bekannt, daß die Tracheiden bis zu einem gewissen Grade die Tracheen zu ersetzen vermögen. Man kann das schon daraus schließen, daß bei manchen Bäumen (Coniferen, Drimys, Trochodendron) das Holz nur aus Tracheiden besteht; experimentell bewiesen wird es durch den Erfolg von tiefen, bis aufs Mark gehenden Einkerbungen. Die zahlreichen diesbezüglichen Versuche sind erst durch Strasburger (1891) richtig gedeutet worden. Es zeigt sich, daß in Hölzern, die nur Tracheen führen (z. B. Ficus), einige solche Einkerbungen in geeigneten seitlichen und vertikalen Abständen den Holzkörper leistungsuntähig machen, weil alle Leitbahnen unterbrochen sind. Finden sich neben Tracheen auch noch Tracheiden, oder sind Tracheiden allein vorhanden, so schaden solche Einkerbungen

---

siologische Zwecke unserer Meinung nach um so unentbehrlicher, als sehr häufig im Einzelfall gar nicht festzustellen ist, ob Tracheiden oder Tracheen vorliegen.

weniger, weil an den Stellen der Unterbrechung eine seitliche Leitung durch die Tracheiden bewerkstelligt wird. Das tritt besonders deutlich hervor, wenn man Farbstoffe aufsteigen läßt; durch Tinktion wird dann der gewundene Weg des Wasseraufstieges dargetan, während normalerweise mit der gleichen Methode ein geradliniger Wasseraufstieg demonstriert wird.

Es zeigt sich also, daß neben der Längsleitung auch eine seitliche Leitung des Wassers im Holze möglich ist. Offenbar müssen bei der seitlichen Leitung — gleichgültig, ob Tracheen oder Tracheiden dieselbe übernehmen — sehr viel mehr Wände durchsetzt werden, als bei Längsleitung. Die Wände aber stellen, so sagten wir oben, der Leitung einen gewissen Widerstand entgegen. Ehe wir diese Behauptung näher begründen, müssen wir den Bau der Gefäßwand betrachten, der ja auch von anderen Gesichtspunkten aus unser Interesse erregt.

Das erste, was uns an der Gefäßwand auffällt, ist ihre eigenartige Skulptur. Es gibt keine Gefäße, deren Membran auf größere Strecken gleichmäßig verdickt wäre, immer wechseln dünne mit dickwandigen Stellen ab. Die Verdickungen sind ringförmig, schraubenförmig oder netzartig. Die dünnen Partien sind bei ringförmiger und schraubenförmiger Verdickung von ähnlicher Gestalt wie die verdickten Stellen und wechseln regelmäßig mit ihnen ab; bei netzförmiger Verdickung aber sind sie rundlich oder elliptisch und werden mit dem Namen Tüpfel bezeichnet. Es wäre logisch, aber es ist nicht üblich, auch in den beiden anderen Fällen die dünnen Partien „Tüpfel" zu nennen, um so mehr, als eine scharfe

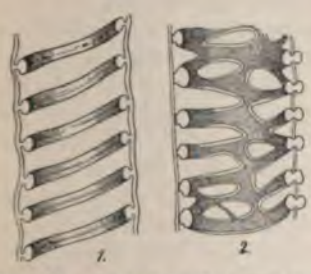


Fig. 17. *1.* Spiralgefäß von Cucurbita im Längsschnitt. Nach Rothert 1899 Taf. 6, Fig. 11. Vergr. 400. — *2.* Netzgefäß von Opuntia. Nach Rothert 1899 Taf. 6, Fig. 30. Vergr. 400.

Fig. 18. *1.* Hoftüpfel von Pinus silvestris im tangentialen Längsschnitt. *t* der Torus. — *2.* Flächenansicht desselben Hoftüpfels; korrespondierende Punkte durch gestrichelte Linien verbunden. — *3.* Wie *1* aber der Torus linksseitig an den Tüpfeleingang angepreßt. Nach Figuren Russows schematisiert.

Grenze zwischen den genannten drei Extremen nicht existiert. Ueber weitere Einzelheiten zu berichten, ist hier nicht der Ort, nur auf eine Erscheinung von allgemeinster Verbreitung muß aufmerksam gemacht werden: sie besteht darin, daß die verdickten Stellen stets mit einer etwas schmaleren Basis der unverdickten Membran aufsitzen (Fig. 17), so daß der Querschnitt der Verdickungsmasse ⊢förmig wird. Daß diese Struktur bei „Ring"- und „Schrauben"gefäßen vorkommt, war lange übersehen worden und ist erst vor kurzem durch die ausgezeichneten Untersuchungen Rotherts (1899) nachgewiesen

worden; bei netzförmiger Verdickung war sie dagegen häufig beobachtet und unter dem Namen „Hoftüpfel“ bekannt. Betrachtet man nämlich einen solchen Tüpfel in der Flächenansicht (Fig. 18, 2), so erscheint die kreisförmige oder elliptische Ausmündung des „Tüpfelkanals“ von einer zweiten ähnlichen Linie eingerahmt, von einem „Hof“ umgeben. Man begreift leicht, daß dieser Hof dem Ansatz der Verdickungsschicht am unteren Ende des Tüpfelkanals entspricht und durch die basale Erweiterung des Tüpfelkanals zustande kommt, dementsprechend auch an Tüpfelkanälen, die überall gleich weit sind, fehlt. — Die Hoftüpfel finden sich besonders häufig an Wänden, die zwei Gefäßen gemeinsam sind und sind dann, wie in Fig. 18, zweiseitig und symmetrisch ausgebildet. Die Schließhaut hat dann noch die besondere Eigentümlichkeit, in der Mitte eine linsenförmige Anschwellung (Torus) aufzuweisen, die von dem sehr dünnen Randteil (Margo) scharf getrennt ist. Die Schließhaut wird aber nicht immer in der Lage gefunden, wie sie Fig. 18, 1 zeigt, sie kann sich im Tüpfelkanal bewegen und im Extrem kann der Torus dem einen oder dem anderen Ausführgang des Tüpfels anliegen (Fig. 18, 3).

Nicht nur diese Hoftüpfelstruktur, sondern die Struktur der Gefäßwand überhaupt muß, das ist leicht einzusehen, für die Leitung des Wassers aus einem Nachbarelement (Parenchymzelle oder Gefäß) in ein Gefäß von Wichtigkeit sein. Wie die gewöhnliche Zellmembran, so ist auch die Gefäßwand mit Wasser durchtränkt, gequollen, sie läßt also Wasser durchpassieren, doch setzt sie selbstverständlich dem Wasserdurchtritt einen gewissen Widerstand entgegen, der caeteris paribus um so größer ausfallen muß, je dicker die Wand ist. Die Schließhäute werden also das Wasser leicht, die verdickten Stellen schwer durchlassen. Experimentelle Untersuchungen bestätigen diese a priori einleuchtende Behauptung vollauf. Sie lassen sich besonders bequem bei Coniferen ausführen, weil bei diesen das Holz nur aus sehr regelmäßig angeordneten Tracheiden besteht. Diese Tracheiden sind im Mittel vielleicht 1 mm lang, 0,02 mm breit und ebenso tief; im Querschnitt sind sie ziemlich rechteckig und so angeordnet, daß ihre Wände teils radial, teils tangential im Holzkörper verlaufen. Nur an den Radialwänden und an den zugespitzten Längsenden finden sich die Hoftüpfel, die Tangentialwände sind fast völlig frei von ihnen. Preßt man Wasser durch Coniferenholz, so wird es also in der Längsrichtung immer nur in Abständen von einem Millimeter auf eine Querwand treffen, deren Widerstand noch durch Tüpfel herabgesetzt ist; preßt man das Wasser in tangentialer Richtung durch den Holzkörper, so findet es auf der gleichen Strecke etwa 50 mal so viel Querwände als in der Längsrichtung; in radialer Richtung endlich ist die Zahl der Querwände ungefähr dieselbe wie in tangentialer Richtung, allein es fehlen die Tüpfel. Nach diesen Angaben werden die Versuche Strasburgers (1891) mit frischem Edeltannenholz begreiflich erscheinen; sie lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1. Eine Wassersäule von 50 cm Höhe filtriert durch ein Holzstück von 8 cm Länge in der Längsrichtung im Laufe einer Stunde vollkommen durch; es ist also kein nennenswerter Widerstand vorhanden.

2. Drückt die gleiche Wassersäule in tangentialer Richtung

auf ein Holzstück von 1—3,5 cm Länge, so sinkt sie im Laufe von zwanzig Stunden um 4—10 cm.

3. In radialer Richtung ist der Widerstand so groß, daß eine Abnahme des drückenden Wassers überhaupt nicht zu bemerken ist; verstärkt man den Druck, läßt man z. B. durch eine Quecksilbersäule von 50 cm Höhe Wasser radial durch ein Holzstück von 1,5 cm durchpressen, so sinkt diese in 24 Stunden nur um 4 cm, in 48 Stunden um 6 cm.

Aehnliche Ergebnisse hatten Sachs (1879, 297) und Elfving (1882) schon früher gewonnen. Wir bekommen durch dieselben klare Einsicht in die Bedeutung der Tüpfelschließhäute und können die Einrichtung des Hoftüpfels so deuten, daß der Margo desselben in neutraler Lage wie eine gewöhnliche Schließhaut funktioniert, während bei einseitiger Anpressung des Torus an die Tüpfelöffnung dieser verdickte Teil der Schließhaut gewissermaßen die Tüpfelwirkung aufhebt. Wenn demnach in einem Gefäß durch weitgehende Wasserentziehung und den dadurch bedingten negativen Druck der Gefäßluft der Torus angesaugt wird, so muß eine weitere Wasserabgabe aus diesem Gefäß unterbleiben, bis auch in der Nachbarschaft derselbe Unterdruck herrscht und die Tüpfelschließhaut wieder in neutraler Lage ist. Diese namentlich von Strasburger (1891) vertretene Anschauung erklärt zurzeit am besten die Funktion des Hoftüpfels und mußte deshalb hier angeführt werden, obwohl sie nicht strenge bewiesen ist (vgl. Schwendener, 1892, Ges. Abh. 1, 288).

Doch nicht bei allen Gefäßtüpfeln findet sich ausgesprochene Torusbildung, es muß also die ⊢-Form der Wandverdickung wohl noch eine besondere Bedeutung haben. Daß sie keine bedeutungslose Struktur darstellt, ist schon durch die Allgemeinheit ihres Vorkommens wahrscheinlich gemacht. Ehe wir aber diese Frage beantworten, müssen wir der Vorfrage, nach der Bedeutung der Verdickungen, nähertreten. Wenn die dünnen Stellen der Gefäßwand für den Wasserdurchgang besonders geeignet sind, warum bildet da die Pflanze nicht die Gefäßwand in ihrer ganzen Ausdehnung unverdickt? Man wird kaum fehl gehen, wenn man die Vorteile, die die Verdickung der Pflanze gewährt, in mechanischen Verhältnissen erblickt. Die gewöhnlichen Parenchymzellen können auch bei dünner Membran durch den osmotischen Druck eine recht erhebliche Festigkeit gewinnen, bei den Gefäßen aber steht das im Lumen befindliche Wasser entweder unter Atmosphärendruck oder es hat sogar noch geringeren, nur in seltenen Fällen größeren Druck. Wenn also turgeszente Zellen ein Gefäß umgeben, so würden diese imstande sein, das Lumen desselben zusammenzupressen, wenn das nicht durch große Festigkeit der Membran verhindert würde. Die Festigkeit wird durch die Dicke — auch wohl durch die sonstige physikalische Beschaffenheit — der Membran erzielt, und das Abwechseln von verdünnten mit verdickten Stellen kann man als einen Kompromiß auffassen, der zwischen der Funktion der Gefäßwand Wasser durchzulassen und derjenigen zu festigen besteht; solche Kompromisse können bei aufmerksamer Betrachtung des Pflanzenbaus sehr häufig wahrgenommen werden. Von diesem Gesichtspunkt aus sind dann auch die schmalen Ansätze der Verdickungsleisten begreiflich; sie ermöglichen die Existenz breiterer Tüpfelflächen und beeinträchtigen doch nicht wesentlich die Festigkeit (Schwendener 1882 u. 1892,

Rothert 1899). Auf die physiologische Bedeutung der einzelnen Formen der Verdickung von Gefäßwänden gehen wir hier nicht ein.

Wenn wir sonach die Struktur der Gefäßwand in der Funktion der Gefäße begründet finden, so liegt es nahe, auch für die chemische Beschaffenheit derselben eine Erklärung zu suchen. Bekanntlich sind alle Gefäßwände verholzt, d. h. ihre ursprüngliche Cellulosereaktion ist durch Einlagerung von aromatischen Substanzen (Hadromal, Czapek 1899) stark verändert. Nun wissen wir aber nichts näheres darüber, wie sich die physikalischen Eigenschaften der Zellwand durch die Verholzung ändern, können also auch nicht sagen, ob die Gefäße durch die Verholzung zu ihrer Funktion geeigneter werden. Nötig ist das durchaus nicht, denn die Verholzung kommt ja nicht nur bei Gefäßen, sondern auch bei anderen Elementen vor, die mit der Wasserleitung nichts zu tun haben. Bei diesem Stand unserer Kenntnisse können wir auch nicht beurteilen, was für eine Bedeutung dem Umstand zukommt, daß die Schließhäute der Hoftüpfel in chemischer Hinsicht von der übrigen Wand differieren.

Die Tracheen haben ihren Namen nach den tierischen Organen gleichen Namens erhalten, weil sie nicht nur eine gewisse Aehnlichkeit in der Struktur mit diesen haben, sondern weil man ihnen auch gleiche Funktion zuschrieb. Es galten also lange Zeit die Gefäße als Atmungsorgane der Pflanze und dementsprechend sollten sie in ihrem Innern Luft führen. Das Irrtümliche dieser Anschauung wurde vor allen Dingen durch die Arbeiten von v. Höhnel (1879) und Boehm (1879) erkannt, und seitdem steht fest, daß im Lumen der Gefäße stets Wasser enthalten ist. Zu gewissen Zeiten, nämlich bei der Entstehung der Gefäße und bei den Bäumen auch im ersten Frühjahr, wenn ein starker Wurzeldruck vorhanden ist, sind sogar die Gefäße vielfach vollkommen mit Wasser erfüllt; erst mit dem Einsetzen der Transpiration läßt sich reichlich Luft in ihnen nachweisen. Woher kommt diese? Zwei Wege stehen ihr offen: sie kann mit dem Wasser und in ihm gelöst schon in der Wurzel in das Gefäß eingedrungen sein, oder sie kann erst in höheren Teilen der Pflanze durch die Gefäßwand hindurchdiffundieren (vgl. Claussen 1901). In beiden Fällen bleibt die Luft zunächst im Füllwasser des Gefäßes gelöst. Wenn aber mit Beginn der Transpiration eine beliebige Blattzelle dem Gefäß mehr Wasser entzieht als nachrücken kann, dann muß sich ein Vakuum im Gefäß bilden und in dieses wird die gelöste Luft übertreten, indem sie gasförmig wird. Die so entstandene Luftblase muß einen geringeren Druck als eine Atmosphäre haben, und deshalb wird sie saugend wirken; es wird also aus der Nachbartracheide Wasser eingesaugt werden, und dann auch hier eine Luftblase mit Unterdruck auftreten. Tatsächlich ist nun dieser „negative Druck“ der Gefäßluft durch v. Höhnel mit Sicherheit nachgewiesen worden. Er durchschnitt Zweige von lebhaft transpirierenden Bäumen und Kräutern unter Quecksilber und sah, wie dieses durch den äußeren Luftdruck unter Ueberwindung der recht beträchtlichen Kapillardepression hoch in die Gefäßlumina hinein getrieben wurde. Die Luftverdünnung erreicht ihr Maximum während der stärksten Transpiration; sie kann aber, bei fortdauernder Wasserzufuhr durch die Wurzel, während der Nacht wieder völlig verschwinden, und die Gefäße können sich, während die Luft gelöst wird, wieder mit Wasser füllen. Dauert die Luftverdünnung aber längere

Zeit an, so tritt Luft von außen durch die Gefäßwände. Ist auf diese Weise der Druck der Innenluft so groß wie der außen, so kann keine völlige Wassererfüllung der Gefäße mehr eintreten[1]), und bei weitgehender Lufterfüllung hört schließlich die Leitfähigkeit des Holzes ganz auf.

Ehe wir die Verteilung von Luft und Wasser in den Gefäßen näher betrachten, müssen wir eine Folge des Unterdruckes der Gefäßluft kurz berühren, die jedermann aus den Erfahrungen des täglichen Lebens bekannt ist, und die auch bei physiologischen Versuchen von großer Bedeutung ist. Schneidet man einen transpirierenden Zweig ohne weitere Vorsichtsmaßregeln ab und stellt ihn in Wasser, so pflegt er rasch zu welken, weil beim Abschneiden Luft in die geöffneten Gefäße eingedrungen ist und diese je nach der Größe des negativen Druckes verschieden hoch injiziert hat. Wird aber der Zweig unter Wasser abgeschnitten, dann preßt der äußere Luftdruck Wasser in die Gefäße, und so behandelte Zweige welken nicht. Mit dem Eindringen des Wassers ist hier natürlich der negative Druck ausgeglichen, es kann sich aber ein solcher nachträglich wieder einstellen, wenn die Schnittfläche des Zweiges durch Schleim, der aus der Pflanze ausgeflossen ist, oder durch Gefäßverstopfungen, die in verschiedener Art durch die Lebenstätigkeit der Pflanze entstehen können (Wieler 1888), oder endlich durch das Auftreten von Bakterien für Wasser unwegsam geworden ist. Dann tritt bei fortdauernder Transpiration wieder Welken des Zweiges ein, dem man aber leicht begegnen kann, wenn man eine frische Schnittfläche in einiger Entfernung oberhalb der alten, wiederum unter Wasser, herstellt.

Kehren wir zu der Frage zurück, von der wir ausgingen, so ist klar, daß der negative Druck der Gefäßluft die Feststellung der Verteilung von Wasser und Luft im Gefäß erschweren muß. Wollte man die Untersuchung an beliebigen Zweigstücken ausführen, so würde man in der Regel gänzlich unbrauchbare Resultate bekommen, weil ja beim Abschneiden die basalen Teile des Zweiges mit Luft injiziert werden. Es empfiehlt sich deshalb, mit einer Doppelschere den Zweig an zwei Stellen gleichzeitig zu durchschneiden, oder aus Baumstämmen mit dem Presslerschen Zuwachsbohrer Bohrzylinder zu entnehmen: in beiden Fällen kann dann Luft, Oel oder Quecksilber von beiden Seiten gleichzeitig in die Gefäßlumina eindringen, und dadurch werden die ursprünglich vorhandenen Luftblasen, die mit Wassertropfen abwechseln, nach den mittleren Partien des Präparates gedrängt, wo dann nicht nur die Länge der mit Luft bezw. mit Wasser erfüllten Partien gemessen, sondern auch die anfängliche Luftverdünnung leicht festgestellt werden kann. — Die Luftverdünnung geht nach Schwendener (1886) gewöhnlich nur bis zu $^1/_3$ Atmosphäre, selten werden Werte von $^1/_4$ bis $^1/_5$ Atmosphäre und wohl nie kleinere Werte erreicht. Während in den Tracheiden unter Umständen nur eine einzige Luftblase in der Mitte auftreten kann, die das Wasser an die beiden spitzen Enden drängt, findet man in den Tracheen stets zahlreiche Luftblasen, die von Wassersäulchen getrennt sind. Aufeinanderfolgende Luftblasen und Wassersäulchen können nicht unbeträchtliche Größendifferenzen aufweisen, doch gibt

[1]) Wir können erst später auf Umstände hinweisen, die auf eine Verringerung der Gefäßluft hinarbeiten.

die Anführung der Mittelwerte, die SCHWENDENER 1886 bei Fagus silvatica berechnet hat, ein gutes Bild der Verteilung von Wasser und Luft:

	Stamm 30. Mai	Stamm 31. Mai	2 jähr. Ast 31. Mai	10 jähr. Ast 2. Juni	Zweig, 2 cm dick 23. Juni
Luftblasen (mm)	0,364	0,294	0,220	0,322	0,378
Wassersäulen (mm)	0,182	0,182	0,160	0,091	0,108
Zusammen (mm)	0,546	0,476	0,380	0,413	0,546

Im Mittel ist also ein aus Luftblase + Wassertropfen bestehendes Glied der Kette ca. 0,5 mm lang. Solche Ketten sind unter dem Namen JAMINsche Ketten bekannt, und es ist klar, daß die Bewegung des Wassers in ihnen unter wesentlich anderen Bedingungen erfolgen muß, als in vollkommen mit Wasser erfüllten Röhren.

Aus SCHWENDENERS Angaben läßt sich nicht entnehmen, aus welcher Stelle des Holzes die Gefäße entnommen waren, an denen er seine Beobachtungen anstellte, und nach den Befunden STRASBURGERS (1891) ist der Gehalt der Gefäße an Luft in der Peripherie des Holzes, also in den jüngsten Teilen ein viel geringerer, als in den älteren Jahresringen. Ja bei manchen Pflanzen scheint der jüngste Jahresring normalerweise lange kontinuierliche Wassersäulen ohne Luftblasen zu besitzen, während weiter innen im Holz der Luftgehalt so zunimmt, daß schließlich dadurch die Leitfähigkeit vernichtet wird.

Der physikalische Apparat, den wir als Modell des Baumes betrachteten, die transpirierende osmotische Zelle mit angesetztem wasserleitendem Glasrohr, weicht also in vielfacher Hinsicht von den in der Pflanze realisierten Verhältnissen ab. Das Glasrohr hat eine Wand, die für Wasser und Luft impermeabel ist, es bildet eine kontinuierliche Röhre und ist auch kontinuierlich mit Wasser erfüllt. Das pflanzliche Gefäß ist für Wasser und Luft durchlässig, es hat stets Querwände, die der Wasserbewegung einen gewissen Widerstand entgegensetzen, und es ist vor allen Dingen gewöhnlich nicht mit einem kontinuierlichen Wasserfaden, sondern mit Luftwasserketten erfüllt. Wenn aber die Kohäsion des Wassers die entscheidende Rolle beim Wasseraufstieg spielte, wie das nach DIXON und ASKENASY der Fall sein soll, dann dürften in den Gefäßen keine Luftwasserketten sein. Es ist nun nicht zu leugnen, daß gewisse Ursachen, auf die von NÄGELI (1866), von DIXON und JOLY (1895), von ASKENASY (1895, 16) hingewiesen worden ist, das Auftreten von Luftblasen im pflanzlichen Gefäß verhindern können. Die tatsächlichen Befunde sprechen aber eine so deutliche Sprache, daß an dem regelmäßigen Vorkommen von Luft auch in den leitenden Gefäßen nicht mehr gezweifelt werden kann. Damit wäre dann die Kohäsionshypothese zu verlassen, oder es könnte wenigstens der Kohäsion keine ausschlaggebende Bedeutung zugelegt werden. Bewiesen wäre übrigens die Kohäsionshypothese auch dann nicht, wenn man tatsächlich in den Gefäßen kontinuierliche Wassersäulen vorfände. Wir verlangen ja von einer Theorie der Wasserbewegung nicht nur den Nachweis, daß Wasser in der supponierten Weise zu einer gewissen Höhe gehoben werden kann, sondern auch, daß es in genügender Menge auf dieses Niveau steigen kann. Lehrreich sind in der Beziehung die Erfahrungen, die man früher gemacht hat, als man den

Wasseraufstieg durch Kapillarität erklären wollte. Es ist ja bekannt, daß der konkave Meniskus, der sich beim Eintauchen einer Glasröhre in Wasser bildet, eine geringere Oberflächenspannung hat als eine ebene Wasserfläche, und daß deshalb in einer Kapillare das Wasser über das Niveau der Umgebung emporsteigt. Die Steighöhe hängt nun von der Krümmung des Meniskus, diese von dem Durchmesser der Röhre ab, und es ist leicht einzusehen, daß man in genügend engen Kapillaren beliebig große Steighöhen erzielen kann. Betrachten wir die Hohlräume einer pflanzlichen Membran, die nach dem Aufquellen mit Wasser erfüllt sind, als Kapillaren unter der Größe der mikroskopischen Wahrnehmung — und gegen diese Annahme läßt sich nicht viel einwenden — dann müßten die höchsten Bäume auf dem Wege des kapillaren Aufstieges mit Wasser versorgt werden können. Nägeli (1866) und Strasburger (1891) haben aber gezeigt, daß ein derartiger kapillarer Wasseraufstieg nicht entfernt hinreicht, um den Transpirationsverlust zu decken. Obwohl also das in Rede stehende Erklärungsprinzip rein physikalisch durchaus richtig ist, so kommt es doch für die in der Pflanze gegebenen Verhältnisse nicht in Betracht. Aehnlich könnte es sich aber auch mit der Kohäsionshypothese verhalten.

Wenn wir also mit den Beobachtungstatsachen rechnen, dann müssen wir unsere Frage so formulieren: wie vollzieht sich der Wasseraufstieg in der Pflanze, wenn in den Gefäßen Luftwasserketten (Jaminsche Ketten) sich befinden und wenn an deren oberem Ende durch die Transpiration eine Saugung ausgeübt wird? Ueber diese Frage verdanken wir in neuerer Zeit namentlich Schwendener (1893) und Steinbrinck (1894) wertvolle Aufschlüsse. Ein Wasseraufstieg in der Jaminschen Kette kann sich entweder in der Weise vollziehen, daß die ganze Kette, oder wenigstens ihre obersten Glieder (Luftblasen und Wassersäulen) sich nach oben bewegen, oder dadurch, daß die Luftblasen fixiert sind, und das Wasser allein steigt. Wir betrachten zuerst die Bewegung der ganzen Kette. Denkt man sich ein langes pflanzliches Gefäß oder eine Glasröhre mit Luft und Wassergliedern von je 1 mm Länge eine Strecke weit angefüllt, und läßt man am oberen Ende eine Luftpumpe saugen, so dehnen sich die Luftblasen aus und heben die Wassersäulchen in die Höhe. Es leuchtet ein, daß die oberste Luftblase sich am meisten ausdehnen muß; sie wird schließlich nur noch einen der Dampfspannung des Wassers entsprechenden Druck aufweisen. Auf der tiefer gelegenen Luftblase ruht der Druck einer Wassersäule von 1 mm Höhe, sie dehnt sich deshalb weniger aus, als die höchste, und entsprechend muß jede tiefere Luftblase kleiner bleiben als die nächst höhere. Es kommt noch ein anderes Moment hinzu; auch in einer horizontalen Röhre, wo die Gewichtswirkung der Wassersäulchen eliminiert ist, leistet jedes einzelne Glied der Kette der Verschiebung einen Widerstand, der theoretisch nicht ganz verständlich ist, aber praktisch gemessen werden kann; Schwendener fand ihn etwa zu 4 mm Wasser. Total setzt also jedes Wassersäulchen dem Steigen einen Widerstand von 5 mm Wasser entgegen. Unter diesen Umständen und unter Berücksichtigung der oben erwähnten Beobachtung, daß bei der Pflanze in der obersten Luftblase nie die Tension des Wasserdampfes, sondern stets ein sehr viel höherer Druck herrscht ($^1/_3$ bis $^1/_5$ Atmosphäre), berechnet Schwendener die Fortpflanzung der Saugung vom Blatt

abwärts auf nicht ganz 5 m. In dieser Entfernung also würde eine Luftblase Atmosphärendruck aufweisen.

Die angenommene Luftblasenlänge von 1 mm ist indes noch zu groß; wählt man sie kleiner, so ergibt sich eine noch geringere Wirkungssphäre der Saugung. Andererseits ist aber vielleicht die Größe des Verschiebungswiderstandes der einzelnen Wassersäulen zu hoch bewertet, und dann würde die Saugung sich weiter erstrecken. Im ganzen aber dürfte die Schwendenersche Schlußfolgerung zu Recht bestehen; die Saugung der Luftblasen, die das Wasser hebt, kann von der Krone eines Baumes aus nur auf einige Meter rückwärts wirken, also sie kann sich vielleicht bis an die Basis der Aeste, aber nicht in den Stamm hinein fortsetzen. Zur Hebung des Wassers im Stamm müssen dann also andere Kräfte beitragen. Tatsächlich findet sich aber im Stamm transpirierender Bäume ein negativer Druck der Gefäßluft[1]) und es ist noch nie beobachtet worden, daß der Druck der Gefäßluft von den Spitzen der Aeste nach der Basis des Stammes kontinuierlich zunimmt. Wir glauben daraus schließen zu müssen, daß irgendetwas in der Schwendenerschen Annahme mit der Natur nicht übereinstimmt.

Es gibt übrigens auch noch andere Schwierigkeiten, die der besprochenen Vorstellung von der Verschiebung der ganzen Luftwasserkette im Wege stehen. Diese Annahme setzt ja kontinuierliche Gefäßbahnen durch den ganzen Baum voraus, während in Wirklichkeit die Gefäße stets eine begrenzte Länge haben. Es wäre ferner nicht zu verstehen, wohin die Luft kommt, wenn das Wasser am oberen Ende des Gefäßes von den Zellen aufgenommen wird. Uns scheint, es müßte sich da rasch ein langer nur mit verdünnter Luft gefüllter Raum ergeben, dessen Wegschaffung späterhin unmöglich wäre. Unter diesen Umständen lohnt es sich jedenfalls, die andere Möglichkeit ins Auge zu fassen und zu untersuchen, ob nicht vielleicht ein Steigen des Wassers in der Kette möglich ist, wenn die Luftblasen unbeweglich an Ort und Stelle bleiben. Eine solche Annahme erscheint schon deshalb nicht ungerechtfertigt, weil ja in den Tracheiden, z. B. im Coniferenholz, die ganzen Verhältnisse eine Verschiebung der Luftblasen auf größere Entfernungen vollkommen ausschließen.

Es frägt sich nun, wie kann, bei feststehenden Luftblasen, in einem langen Gefäß die auf die oberste Wassersäule ausgeübte Saugung nach unten übertragen werden? Es sind drei Fälle möglich: entweder das Wasser fließt zwischen der Luftblase und der Wand, oder aber *in* der Gefäßwand, oder schließlich durch die Nachbarzelle. Im letzteren Falle können wir uns — unter der Voraussetzung, daß die Nachbarzelle nicht durch ihre Lebenstätigkeit eingreifen kann, also wenn sie ebenfalls ein Gefäß ist — ein System mehrerer nebeneinander liegender und gemeinsam funktionierender Gefäße durch ein einziges, aber *gewundenes* Gefäß ersetzt denken, das häufig von Querwänden gefächert ist. Die Annahme hat also gegenüber einem gerade verlaufenden und kontinuierlich mit Wasser erfüllten Gefäß keinerlei Vorzüge, verdient also keine weitere Beachtung. Die Schwierigkeiten einer Leitung des Wassers in der Membran sind erwähnt (s. S. 60), sie machen also die zweite Möglichkeit unwahr-

[1]) Dieser negative Druck könnte auch unabhängig von der Transpiration entstehen (vgl. S. 94).

scheinlich. Somit bleibt nur die erste übrig: das Wasser muß sich zwischen Luftblase und Gefäßwand bewegen. Diese Ansicht wurde wohl zuerst von Vesque (1883) aufgestellt und neuerdings von Strasburger (1891) verteidigt. Es ist zunächst darauf hinzuweisen, daß durch die Gestalt des Gefäßquerschnittes, der wohl stets von der Kreisform abweicht, sodann auch durch die so häufig in Gefäßen beobachteten lokalen Wandverdickungen, vor allem die Schraubenbänder, ein festes Anlegen der Luftblasen an die Gefäßwand vermieden wird; es können also sehr wohl Räume zwischen Luftblase und Gefäßwand existieren, in denen eine Bewegung von Wasser möglich erscheint; und das würde schließlich auch noch gelten, wenn nur das sog. Adhäsionswasser zwischen Luftblase und Wandung vorhanden wäre. Vesque hat tatsächlich den Wasserstrom in pflanzlichen Gefäßen und in kapillaren Glasröhren an ruhenden Luftblasen vorbeigehen sehen; Copeland hat neuerdings (1902) seine Beobachtungen bestätigt. Wenn demnach an der Tatsache selbst kaum zu zweifeln ist, so ist doch eine physikalische Erklärung des Saftsteigens auf diesem Wege zurzeit nicht möglich. Es sind ja bei dieser Anordnung kontinuierliche Wasserfäden gegeben, die von Zeit zu Zeit — an jeder Luftblase — einen kleineren Querschnitt haben; diese periodische Verkleinerung des Querschnittes kann zwar wegen der größeren Reibung ein Herabsinken der Wassersäule erschweren, sie muß aber ebenso auch die Leitungsfähigkeit nach oben behindern. Ein Herabsinken der Säule scheint aber unausbleiblich, sowie ihre Schwere den Filtrationswiderstand der Wurzelzellen und den Reibungswiderstand in den Röhren selbst übersteigt. Sind aber diese Widerstände so groß, daß sie ein Sinken verhindern, so ist nicht einzusehen, woher die Kraft kommt, die eine Hebung bewirkt. Man kann sich freilich des Eindruckes nicht erwehren, als seien die näheren physikalischen Bedingungen des Wasseraufstieges in der Pflanze noch nicht völlig klar gelegt, und man wird wohl von Experimenten, in denen statt der Glasröhren Apparate Verwendung finden, die den Gefäßen ähnlicher sind, noch manche Aufklärung erwarten dürfen. Einen solchen Apparat hat z. B. Copeland (1902) aufgebaut. Er hat in einer Glasröhre von über 12 m Höhe, die im Innern mit Gips, Wasser und Luft erfüllt war, durch Verdunstung am oberen Ende Wasser aufsteigen lassen; er hat beobachtet, daß der Zug der Transpiration sich viel weiter nach unten fortsetzt, als Schwendener glaubt, aber physikalisch erklären kann er die Wirksamkeit seines Apparates nicht. Wichtig erscheint es uns vor allem, zu prüfen, wie die Verteilung des negativen Druckes in den Bäumen ist. Nach Strasburgers (1891) Beobachtungen und ebenso nach Pappenheim (1892) pflegt an der Spitze der Zweige die negative Spannung nicht anders zu sein als an der Basis und es ist schon aus dem Aufsaugen von Wasser durch die Schnittfläche gefällter Bäume zu entnehmen, daß an der Basis des Baumes negativer Druck herrscht. Ob derselbe mit der Saugung der Blätter zusammenhängt, oder anderen Ursachen entspringt, dürfte sich unschwer entscheiden lassen. Ist er, was uns wahrscheinlich scheint, durch die Saugwirkung der Blätter veranlaßt, dann reicht also die osmotische Saugung tatsächlich bis in die Wurzel (entgegen den Befunden Schwendeners), und dann könnte man wohl sagen, die Transpiration liefert die Kraft zum Wassersteigen. Aber es wäre dann die Aufgabe physikalischer Forschung,

zu eruieren, weshalb die Gefäßluft an der Basis der Pflanze nicht durch die überstehenden Wassersäulen komprimiert wird.

Neben rein physikalischen Kräften ist auch vielfach die Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen in Betracht gezogen worden. In gewissem Sinne ist an dieser Mitwirkung gar nicht zu zweifeln, insofern nämlich als die lebenden Zellen das Gefäßsystem aufbauen und dasselbe sogleich in funktionstüchtigem Zustand der Pflanze übergeben. Die Gefäße sind, wenn sie anfangen als Wasserleitungsröhren zu funktionieren, schon mit Wasser gefüllt. Entzieht man den Gefäßen das Wasser auch nur zum größten Teil,[1]) so können sie von der Pflanze nicht mehr gefüllt werden, und ihre Funktion ist ein für allemal erloschen; die Pflanze stirbt ab, wenn man nicht experimentell eine Wasserinjektion der Gefäße bewerkstelligt. Abgesehen hiervon können lebende Gewebe, vor allen Dingen die Parenchymzellen, die wohl nirgends in der Nachbarschaft der Gefäße fehlen, in direkter und indirekter Weise an der Wasserleitung beteiligt sein. Eine direkte Beteiligung des Parenchyms haben s. Z. Westermaier (1884), Godlewski (1884) und Janse (1887) angenommen. Im wesentlichen handelt es sich bei diesen Theorien um die Vorstellung, daß Parenchymzellen Wasser aus einem Gefäß aufnehmen und es in ein höheres Gefäß wieder abgeben. Eine ausführliche Besprechung dieser Anschauungen und der an ihnen geübten Kritik (Zimmermann 1885, Schwendener 1886), dürfte gegenwärtig nicht angebracht sein, denn durch die Versuche Strasburgers haben die vitalen Theorien einen starken Stoß erlitten, wenn sie auch nicht völlig widerlegt sind. Auch sind niemals positive Beweisgründe für diese Theorien vorgebracht worden; man nahm sie an, weil die rein physikalische Erklärung zu versagen schien.

Versuche über das Saftsteigen in getöteten Zweigen sind schon früher ausgeführt worden; man beschränkte sich aber meistens darauf, kurze Strecken der Pflanze abzutöten, und konnte dann konstatieren, daß sie vom Wasser durchsetzt werden. Damit ist natürlich nicht entschieden, ob auch in beliebig langen Stämmen nach Tötung des Parenchyms die Wasserleitung fortgeht. Solche Versuche in großem Maßstab verdanken wir Strasburger (1891, 1893). Er tötete z. B. Aeste von Glycine, die 15 m lang waren, an ihrem unteren blattlosen Teil auf 10—12 m Länge in kochendem Wasser und sah dann Eosinlösung von der Schnittfläche aus zu einer Höhe von 16,8 m steigen. Allein die an dem intakten Stengelende vorhandenen Blätter ließen sich nur für einige Tage am Leben erhalten, sie trockneten ein und fielen ab. Aller Wahrscheinlichkeit nach trat diese mangelhafte Wasserversorgung des Gipfels nicht deshalb ein, weil die Parenchymzellen tot waren, sondern weil in den Gefäßen Schleimmassen und andere Verstopfungen auftraten, von denen wir früher gesprochen haben.

Auch in anderer Weise, nämlich durch Gifte, hat Strasburger längere Pflanzenstämme abgetötet und im toten Zustande auf ihre Leitfähigkeit geprüft. Aus seinen zahlreichen Versuchen sei einer hier herausgegriffen (Strasburger 1893, S. 10):

„Die für den Versuch ausgewählte Stieleiche war 21,7 m hoch, 10 cm über dem Boden 27 cm stark, 75 Jahre alt. Am 28. Juni um

[1]) Nach R. Hartig (1883, S. 73) soll der Fichtenstamm schon leitungsunfähig werden, wenn noch mehr als die Hälfte des Lumens der Tracheiden mit Wasser erfüllt ist.

4 Uhr nachmittags wurde der Baum 10 cm über dem Boden schräg abgesägt, während Wasser reichlich in die Schnittwunde einfloß rasch mit Flaschenzügen emporgehoben und in einen Kübel mit Wasser schwebend eingesetzt. In diesem verweilte er etwa eine halbe Stunde, währenddem seine Schnittfläche gereinigt und mit scharfem Messer zum Teil geglättet wurde. Jetzt kam der Baum in ein Gefäß mit gesättigter Pikrinsäure, die ein starkes Gift für die Pflanze ist, zu stehen; er tauchte etwa 20 cm tief in dieselbe ein." Die obere Grenze der Lösung wurde im Gefäß bezeichnet, und durch Nachfüllen bis zu dieser Grenze am Morgen und am Abend eines jeden Tages die Flüssigkeitsmenge bestimmt, die von dem Baum aufgenommen war. Die erhaltenen Werte sind:

	1. Tag		2. Tag		3. Tag		4. Tag		5. Tag		6. Tag		7. Tag		8. Tag		9. Tag	
	Nachm.	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht	Tag	Nacht	Nag	Nacht
Stunden	4	14	9	15	9	15	8	14	13	11	12	12	12	12	12	12	12	12
Liter	5	6,5	6	5,5	5,75	4,2	6,0	4,7	5,8	4,0	3,7	3,0	2,4	2,4	1,45	0,7	0,3	1,0

Man bemerkt deutlich, daß in der ersten Zeit am Tage erheblich größere Wassermassen aufgenommen wurden als während der Nacht, obwohl der kurzweg als „Nacht" bezeichnete Beobachtungszeitraum bedeutend länger war als der „Tag". Später, nachdem die Laubblätter abgestorben waren, hört diese Periodizität auf, es nahm aber überhaupt die Aufnahme von Flüssigkeit ganz erheblich ab. Nachdem am 4. Tag die Pikrinsäure schon 15 m hoch im Stamm gestiegen war und demnach diese Teile getötet hatte, wurde der Flüssigkeit im Gefäße Fuchsin zugesetzt und das Aufsteigen dieses Farbstoffes in dem toten Stammstück verfolgt. Es zeigte sich beim Abbrechen des Versuches am 10. Tag, daß das Fuchsin zweifellos ohne jede Mitwirkung lebender Zellen bis in den Gipfel des Baumes gestiegen war, denn auch noch die 21,8 m über der Erde belegenen Teile des Versuchsbaumes waren durch Fuchsin tingiert.

Der angeführte Versuch gehört gewiß zu den interessantesten, die auf dem Gebiete der Wasserleitungsfrage angestellt worden sind, aber als voll beweisend kann man ihn nicht ansehen, da er zu mancherlei Zweifeln Anlaß gibt. Vor allen Dingen wird man fragen, weshalb nimmt die Wasseraufnahme von seiten des Baumes so rapid ab? Doch wohl weil die Verdunstung der Blätter nachläßt. Und warum ist dies der Fall? Weil die Blätter vertrocknen. Wir wissen nun aber nicht, ob das Vertrocknen die Folge des Absterbens durch das Gift ist, oder ob es wegen zu geringer Wasserzufuhr erfolgt. Es liegt daher die Möglichkeit vor, anzunehmen, daß zwar Wasser im getöteten Stammteil noch steigt, aber doch nicht mehr mit der Geschwindigkeit oder in der Menge, wie es die transpirierenden Blätter verlangen. Ein völlig beweisender Versuch müßte demnach zeigen, daß Blätter, die von einem getöteten Stamm mit Wasser versorgt werden, lange Zeit am Leben bleiben können.

Wenn wir oben von einer indirekten Mitwirkung der lebenden Zellen an der Wasserleitung sprachen, so meinten wir damit eine Tätigkeit derselben, die nicht in Einsaugen und Emporpumpen von Luft besteht und dachten vor allen Dingen an den Einfluß lebender Zellen auf die Gefäßluft. In einer vorläufigen Mitteilung hat nämlich Noll (1897) darauf aufmerksam gemacht, daß Gase, die in das Ge-

fäßsystem injiziert werden, Veränderungen erfahren, und DEVAUX (1902) hat einen negativen Druck in der Gefäßluft bei Ausschluß der Transpiration beobachtet, den er auf die Entziehung von Sauerstoff aus den Gefäßen durch die Atmung der lebenden Zellen zurückführt. Eingehende Studien werden nun zu zeigen haben, ob wirklich dadurch in größerem Umfange negative Drucke im Holz hergestellt werden. Ist das der Fall, so wäre an der Saugwirkung der negativ gespannten Luftblasen nicht zu zweifeln, und es könnten die lebenden Zellen eine große Rolle beim Wasseraufstieg spielen.

Das Bild, das wir von unseren derzeitigen Kenntnissen über die Ursachen des Wasseraufstieges entworfen haben, ist in vielen Punkten sehr unvollständig — eine vollständige Besprechung der ungewöhnlich umfangreichen Literatur (vgl. COPELAND 1902) wäre hier unmöglich; sie würde aber auch zu keinem besseren Schlußresultat führen, denn es fehlt uns eben noch über die elementarsten Fragen an Gewißheit. Mag es vielleicht schwierig sein, das Dunkel der Frage gänzlich aufzuhellen, so können wir doch von künftigen Forschungen gewiß noch manche Einblicke in das Problem erwarten, wenn diese, wie schon öfter betont wurde, die Quantität des zu hebenden und des tatsächlich gehobenen Wassers mehr berücksichtigen, als das bisher geschah.

Literatur zu Vorlesung 6.

ASKENASY. 1895. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins Heidelberg, N. F. **5.**
— 1896. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins Heidelberg, N. F. **5.**
BOEHM. 1879. Botan. Ztg. **37,** 225.
CLAUSSEN. 1901. Flora **88,** 422.
COPELAND. 1902. Bot. Gazette **35,** 161.
CZAPEK. 1899. Zeitschr. für phys. Chemie **17,** 143.
DARWIN, VINES, JOLY. 1896. Report of a discussion of the ascent of water. Annals of Bot. **10,** 630.
DEVAUX. 1902. Compt. r. **134,** 1366.
DIXON u. JOLY. 1895 a. Proc. Roy. Soc. **57,** 3.
— — 1895 b. Phil. Transact. **186** B, 563.
DIXON. 1896. Proc. Irish acad. **4,** 61.
ELFVING. 1882. Bot. Ztg. **40,** 713.
GODLEWSKI. 1884. Jahrb. wiss. Bot. **15,** 602.
HALES. 1748. Statick der Gewächse. Halle.
HARTIG, R. 1882. Unters. aus d. forstbot. Institt. München **2,** 1.
— 1883, ibid. **3,** 73.
HARTIG, TH. 1861. Bot. Ztg. **19,** 22.
HOFMEISTER. 1862. Flora **45,** 97.
HÖHNEL. 1879. Jahrb. wiss. Bot. **12,** 47.
JANSE. 1887. Jahrb. wiss. Bot. **18,** 1.
MC NAB. 1871. Transact. bot. Soc. Edinburg **11,** 45.
NÄGELI. 1866. Sitzungsber. Bayer. Akad. d. Wiss. Botan. Mitt. **2,** 369 u. 429.
NERNST. 1900. Theoret. Chemie, 3. Aufl., S. 165.
NOLL. 1897. Sitzungsber. Niederrhein. Gesellsch. November.
PAPPENHEIM. 1892. Botan. Ctbl. **49,** 1.
PFEFFER. 1892. Stud. z. Energetik. (Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **18.**)
REINGANUM. 1896. Annalen d. Physik (Wiedemann) N. F. **59,** 764.
PFITZER. 1877. Jahrb. wiss. Botan. **11,** 177.
ROTHERT. 1899. Bullet. de l'acad. d. Cracovie **34.**
SACHS. 1873. Versuche mitgeteilt durch de Vries: Arb. Würzburger Inst. **1,** 288.
— 1878. Arb. aus d. bot. Inst. Würzburg **2,** 148.
— 1879. Arb. Würzburger bot. Institt. **2,** 291.
SCHWENDENER. 1882. Die Schutzscheiden. Abh. d. Berl. Akad. (Ges. Abh. **2**).
— 1886. Sitzungsber. Berl. Akad. 561 (Ges. Abh. **1,** 207).
— 1892. Sitzungsber. Berl. Akad. 911 (Ges. Abh. **1,** 256).
— 1893. Sitzungsber. Berl. Akad. 835 (Ges. Abh. **1,** 298).

Steinbrinck. 1894. Ber. D. bot. Ges. **12**, 120.
Strasburger. 1891. Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen (Histol. Beitr. 3). Jena.
— 1893. Ueber das Saftsteigen (Histol. Beitr. 5). Jena.
Vesque. 1883. Annales sc. nat. **15**, 5.
Westermaier 1884. Sitzungsber. Berl. Akad. 1105.
Wieler. 1888. Jahrb. wiss. Botan. **19**, 82.
— 1893. Cohns Beitr. z. Biologie **6**, 1.
Zimmermann. 1885. Berichte d. D. bot. Ges. **3**, 290.

Vorlesung 7.

Die Aschensubstanzen I.

Alle Pflanzen enthalten in größerer oder geringerer Menge unverbrennliche Substanzen, und selbst kleine Fragmente der Zellhäute oder Stärkekörner hinterlassen beim Verbrennen sichtbare Mengen von Asche. Das zeigen auch die Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens: Holzasche zu sehen hat heute freilich nicht jedermann mehr so Gelegenheit wie früher, als die Kohlenheizung noch nicht üblich war, aber Zigarren werden ja noch immer geraucht, und sie liefern gerade ein Beispiel für relativ hohen Aschengehalt eines Pflanzenteils. Kann nun auch für den modernen Naturforscher gar kein Zweifel darüber bestehen, daß diese mineralischen Bestandteile der Pflanze von außen kommen, in erster Linie aus dem Boden aufgenommen sein müssen, so ist es doch sehr lehrreich zu sehen, daß diese für uns selbstverständliche Ansicht früher eines ausdrücklichen Beweises bedurfte, und daß auch *nach* der Feststellung des Gesetzes von der Unzerstörbarkeit des Stoffes durch Lavoisier illustre Akademien Preisfragen stellten des Inhaltes, ob dieses Gesetz auch in der *organischen* Natur gültig sei. So fragte im Jahr 1800 die Berliner Akademie:

> „Von welcher Art sind die erdigen Bestandteile, die man mit Hilfe der chemischen Zergliederung in den verschiedenen inländischen Getreidepflanzen findet? Treten diese in solche so ein, wie man sie findet, oder werden sie durch die Wirkung der Organe der Vegetation erzeugt?"

Und die Antwort Schraders (1800) auf diese Frage lautete: Die Pflanzen erzeugen die in ihnen enthaltenen Aschenbestandteile durch ihren Lebensprozeß.

Fast 40 Jahre später (1838) wurde ungefähr dieselbe Frage von der Göttinger Akademie wieder gestellt:

> „Ob die sog. unorganischen Elemente, welche in der Asche der Pflanze gefunden werden, auch dann in den Pflanzen sich finden, wenn sie denselben von außen nicht geboten werden."

Diesmal kam freilich die Frage etwas post festum.[1]) Die Grundlagen der Chemie waren nun doch schon in weitere Kreise gedrungen,

[1]) Schon in De Candolles Pflanzenphysiologie vom Jahre 1831, deutsche Ausgabe 1833 (1, S. 388) sind durchaus zutreffende Bemerkungen gegen Schraders Ansicht mitgeteilt.

und dementsprechend fiel auch die Antwort ganz anders aus: Wiegman und Polstorff (1842) stellten durch ihre Vegetationsversuche das fest, was heutzutage noch gilt.

Fragen wir nach den näheren Umständen der Aufnahme, so müssen wir ebenfalls als selbstverständlich betrachten, daß diese Stoffe in gelöstem Zustande die Außenmembranen der Pflanze durchwandern, da diese ja für feste Körper nicht permeabel sind. Wie das Lösungsmittel selbst, das Wasser, so werden im allgemeinen auch die Aschenbestandteile durch die Wurzelzellen aufgenommen, und nur in selteneren Fällen werden, wie z. B. bei manchen Epiphyten, auch die Blätter zur Stoffaufnahme verwendet. Bei dieser Aufnahme gelten die Gesetze der Osmose, und sie regeln Qualität und Quantität der Asche.

Die Qualität muß in erster Linie von der Permeabilität des Protoplasmas abhängen, doch fehlt es z. Z. noch an umfassenden Untersuchungen, inwieweit das Protoplasma für die anorganischen Salze, die in der Natur mit der Pflanze in Berührung kommen, permeabel ist. Soviel aber steht fest, daß wir in der Asche durchaus nicht alle die Stoffe finden, die im Boden oder im Wasser vorkommen. Das Aluminium z. B. ist in der Natur weit verbreitet und ist auch in mehreren Verbindungen in Wasser löslich, aber trotzdem fehlt es in der Mehrzahl der Pflanzen ganz oder fast vollständig, während es bei einigen wenigen Arten reichlich aufgenommen wird. Auf der anderen Seite wissen wir, daß das Jod im Meerwasser nur in so geringen Mengen vorkommt, daß es kaum nachzuweisen ist, und doch nehmen es manche Algen in relativ großer Menge auf. Ueberhaupt pflegen die Stoffe in der Pflanze in ganz anderem Verhältnis aufzutreten als im Außenmedium. Das zeigen z. B. folgende (Wolff (1871) I, 132) Analysen der Asche von Lemna trisulca, verglichen mit dem Wasser, in dem diese Pflanze wuchs:

	In 100 Teilen Reinasche								
	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
Wasser	5,15	7,60	45,56	16,00	0,94	3,42	10,79	4,23	7,99
Lemna	18,29	4,06	21,86	6,60	9,57	11,35	7,91	16,05	5,55

Aus dieser Zusammenstellung kann man nicht entnehmen, ob die betreffenden Stoffe in der Membran oder innerhalb des Plasmas deponiert sind; ist das letztere der Fall, so kann doch kein Schluß auf die Permeabilität des Protoplasmas gezogen werden; die große Menge von aufgenommenem Eisen muß nicht damit zusammenhängen, daß das Plasma für diesen Stoff leicht permeabel ist, und umgekehrt muß es nicht an geringerer Permeabilität des Plasmas liegen, wenn der Kalk in relativ geringerem Maße in der Pflanze sich findet. Wir haben ja bei der Besprechung der Osmose gesehen, daß bei gegebener Permeabilität eines Stoffes doch nur dann eine Speicherung desselben in der Pflanze erfolgen kann, wenn er nach der Aufnahme irgendwie verändert wird. Das augenfälligste Beispiel waren ja die Färbungen, die sich mit Methylenblau in hochverdünnter Lösung erzielen ließen; sie sind nur möglich, wenn das Methylenblau z. B. in unlöslicher Verbindung ausgeschieden wird. Worin nun aber für die anorganischen Salze die Veränderungen bestehen, die ihre Exosmose hindern und die Speicherung bewirken, das wissen wir im einzelnen nicht. Wohl aber zeigen uns unzählige Analysen, daß

solche Speicherungen sich bei den einzelnen Pflanzen spezifisch verschieden gestalten, und demnach verschiedene Spezies, am gleichen Ort erwachsen, eine ganz differente Asche aufweisen. Als Beispiel mögen die Analysen angeführt sein, die GRANDEAU und BOUTON (1877) von der Mistel und den verschiedenen Substraten, aus denen sie ihre Asche bezieht, gegeben haben:

	Reinasche der Trockensubstanz %	In 100 Teilen Reinasche									
		K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Mn_2O_3	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
Pappel	3,04	6,56	2,82	66,47	8,20		2,38	4,76	1,49	5,81	1,64
Pappelmistel	3,46	16,09	2,04	32,55	9,21		5,40	26,29	2,09	4,79	1,47
Robinia	2,06	2,35	0,47	75,04	2,51		1,88	3,45	0,78	11,77	1,72
Robiniamistel	2,13	15,90	2,58	45,39	6,72		2,20	12,02	2,74	6,41	2,01
Tanne	1,61	8,40	2,03	67,43	7,12		1,01	7,89	2,80	2,03	1,27
Tannenmistel	3,14	30,79	Spur	271,33	12,19	10,67	1,52	13,11	3,35	1,22	Spur

Es hat hiernach die Mistel stets beträchtlich weniger Kieselsäure, namentlich aber weniger Kalk und sehr viel mehr Kali und Phosphorsäure als ihr Substrat. Im übrigen sind die auf drei verschiedenen Substraten erwachsenen Pflanzen durchaus nicht gleich zusammengesetzt, und die Differenzen zwischen ihnen lassen sich keineswegs alle auf solche im Substrat zurückführen; sie sind also individuelle und darum unerklärbare. Daß aber caeteris paribus eine bestimmte Spezies bei reichem Gehalt eines Bodens an einem bestimmten Stoffe auch mehr von diesem aufnehmen kann, als wenn nur wenig davon vorhanden ist, das ist eigentlich selbstverständlich; wer es aber durch Zahlen belegt zu sehen wünscht, sei auf MALAGUTI und DUROCHER (1858) verwiesen, die derartige Angaben für Kalk bieten.

Die Gesamtmenge der Asche ist im obigen Beispiel eine sehr geringe, sie beträgt nur wenige Prozente der Trockensubstanz. Sie steigt in anderen Fällen recht beträchtlich. Abgesehen von der untenstehenden größeren Tabelle, die in der ersten Kolumne diesbezügliche Angaben macht, wollen wir noch aus WOLFFS „Aschenanalysen" (I, 137) entnehmen, daß von mehreren auf gleichem Boden erwachsenen Ackerunkräutern die Asche bei Rumex acetosella 8,14 Proz., bei Geranium dissectum 9,98 Proz., bei Sedum telephium 11,96 Proz. und bei Myosotis arvensis 17,85 Proz. der Trockensubstanz betrug. Recht hohen Aschengehalt trifft man bei Strandpflanzen an, z. B. 16,51 Proz. bei Aster tripolium, 17,91 Proz. bei Artemisia maritima und 31,57 Proz. bei Chenopodium maritimum. Muß man hier die Ursache der großen Aschenmenge in dem hohen Kochsalzgehalt des Strandes suchen, so findet man in anderen Fällen andere Umstände, die auf Hebung des Aschengehaltes hinarbeiten. Wir erwähnen hier nur die Transpiration. Aus leicht zu verstehenden Gründen sind stark transspirierende Pflanzen ungleich aschenreicher als schwach transpirierende, und die Blätter als Organe der Transpiration pflegen die meiste Asche zu enthalten. Es muß demnach die Transpiration für die Pflanze von Wichtigkeit sein, weil, wie wir gleich zeigen werden, die Aschenbestandteile notwendige und nicht überflüssige oder gar schädliche Stoffe sind.

Die einzelnen Elemente, die man mit großer Regelmäßigkeit in den Aschen aller Pflanzen gefunden hat, sind nur sehr wenige, nämlich folgende 11: Chlor, Schwefel, Phosphor, Silicium und von Metallen: Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen, Aluminium, Mangan; die beiden letzten finden sich übrigens gewöhnlich nur in Spuren, die anderen meist reichlich. Ueber die Zusammensetzung der Aschen einiger Pflanzen mag die folgende Tabelle (Wolff 1880) orientieren, in der nur die neun häufigsten Elemente berücksichtigt sind, und in der das besonders reichliche Vorkommen eines Elementes durch stärkeren Druck hervorgehoben wurde.

	Reinasche %	In 100 Teilen Reinasche								
		K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
1. Tabakblätter	**17,16**	29,09	3,21	36,02	7,36	1,95	4,66	6,07	5,77	6,71
2. Kartoffel (Knolle)	3,79	**60,06**	2,96	2,64	4,93	1,10	16,86	6,52	2,04	3,46
3. Spinat	16,48	16,56	**35,29**	11,88	6,38	**3,35**	10,25	6,87	4,52	6,20
4. Eichenrinde, 150j. St.	7,20	4,36	0,34	**92,82**	1,19	0,29	0,39	0,27	0,55	—
5. Rotklee (in Blüte)	6,86	32,29	1,95	**34,91**	10,90	1,08	9,64	3,23	2,69	3,78
6. Mandelsame	4,90	27,95	0,23	8,81	**17,66**	0,55	43,63	0,37	—	—
7. Ital. Süßklee	9,87	33,42	13,01	12,73	6,53	**5,86**	4,63	14,41	4,50	—
8. Weizen (Frucht)	2,14	30,51	1,74	2,82	11,96	0,51	**48,94**	1,32	1,46	0,47
9. Meerrettigwurzel	8,47	38,96	2,10	10,10	3,66	1,51	10,39	**24,72**	7,20	1,36
10. Equisetum telmateja	**26,75**	8,01	0,63	8,63	1,81	1,42	1,37	2,83	**70,64**	5,59
11. Gerste (Ende d. Blüte)	6,47	25,44	0,75	5,77	3,03	0,42	10,29	2,94	**49,83**	3,77
12. Selleriewurzel	11,04	43,19	—	13,11	5,82	1,41	12,83	5,58	3,85	**15,87**

Hand in Hand mit der Frage, wie die Aschenbestandteile in die Pflanze gelangen, entwickelte sich die zweite Frage: ob sie in der Pflanze eine Bedeutung haben, oder ob sie nur Ballast vorstellen, der mit dem Wasser zufällig aufgenommen wird. Schon Senebier (1800) und Saussure (1804) hielten gewisse Mineralsubstanzen für unentbehrliche Nährstoffe der Pflanze; diese Ansicht wurde dann mit größtem Nachdruck von Liebig (1840) verteidigt und kam durch seine Autorität zu allgemeiner Anerkennung, obwohl sie, strenge genommen, erst später exakt bewiesen wurde. Die Methoden, deren man sich zu diesem Zwecke bediente, sind zwei; beide waren zugleich geeignet, auch die Frage zu lösen, ob alle, bezw. welche in der Pflanze vorkommende Aschenteile unentbehrlich sind. Hervorragende Versuche mit der einen Methode stellte Fürst Salm-Horstmar (1856) an, der nach dem Vorgang von Wiegman und Polstorff (1842) die Pflanzen in unlöslichen, künstlichen Böden kultivierte, denen die zu prüfenden Substanzen beigegeben waren; so benutzte er z. B. Böden aus gepulvertem Bergkrystall und aus Kohle von Kandiszucker, während Wiegman und Polstorff mit Platinschnitzeln und Sand operierten. Salm kam zu dem Resultate, daß die Elemente Si, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Mn für das normale Gedeihen des Hafers notwendig seien; zweifelhaft blieb ihm noch die Bedeutung des Cl. Wenn auch seine Ergebnisse in der Folge nicht vollkommen bestätigt werden konnten, so waren sie doch in einem Punkt prinzipiell wichtig: insofern als sie zeigten, daß das wohl in keiner Pflanzenasche fehlende Natrium nicht zu den notwendigen Elementen des Hafers[1]) zähle. Diese Tatsache ist um so

[1]) Bei anderen Pflanzen hielt Salm freilich Na für nötig!

auffallender, wenn man bedenkt, daß dem Natrium bei den höheren Tieren wichtige Funktionen zukommen.

Von größter Bedeutung für unsere Frage ist die andere Methode geworden, die sog. Wasserkultur. Es gelang zuerst[1]) J. Sachs (1860) und Knop (1860) Landpflanzen so zu kultivieren, daß ihre Wurzeln, in eine wässerige Lösung verschiedener Salze eingetaucht, aus dieser den Bedarf an anorganischen Stoffen derart decken konnten, daß die Pflanzen eine reichliche Vermehrung ihrer Trockensubstanz erfuhren. Eine Vermehrung der Trockensubstanz und zwar eine reichliche ist nämlich ein wichtiges Kriterium für das Gelingen einer solchen Kultur, und man würde in schwere Irrtümer verfallen, wollte man schon daraus, daß eine Pflanze überhaupt wächst, schließen, sie sei mit allen notwendigen Nährstoffen versehen. Wachstum kann auch eintreten ohne Vermehrung der Trockensubstanz, ja sogar eventuell auch ohne Wasseraufnahme. Und wenn man aus dem Umstande, daß Pflanzen, ohne Stickstoff aufzunehmen, doch das $3^1/_2$ fache Samengewicht erreichen können (Boussingault 1860), schließen wollte, daß Stickstoff nicht nötig sei zum Gedeihen, so wäre das total verkehrt. Aus den Beobachtungen mehrerer Forscher geht hervor, daß Mais unter günstigen Bedingungen sein Samengewicht auf das 60- bis 370-fache, Buchweizen auf das 1000 fache steigern kann; derartige Trockengewichtszunahmen also wären als „reichliche" zu bezeichnen. Daß auch ohne Aufnahme von Aschenbestandteilen aus der Umgebung doch eine Gewichtsvermehrung bei Keimpflanzen eintreten kann, erklärt sich sehr einfach durch den oft nicht unbeträchtlichen Aschengehalt der Samen. Die Bohne z. B. kann sich nach Boussingault auch ganz ohne Nährsalze eventuell bis zur Blüte entwickeln und dabei ihr Trockengewicht verdoppeln oder gar vervierfachen. Man sieht aus einem derartigen Beispiel, daß es sich oft empfiehlt, die Reservestoffe der Samen ganz zu eliminieren, wenn man etwa die Notwendigkeit eines Elementes prüfen will, von dem schon im Samen eine kleine, aber zur Entwicklung genügende Menge vorhanden sein könnte.

Fig. 19. Buchweizen in Wasserkultur. *I* normal, *II* ohne Kali. Nach Nobbe aus „Bonner Lehrbuch".

Ohne auf Einzelheiten einzugehen, erwähnen wir über die Methodik der Wasserkultur nur, daß man meist von Samen auszugehen pflegt, die in Sägespähnen ihre Hauptwurzeln entwickelt haben. Sie werden dann an dem Deckel eines genügend großen Gefäßes so befestigt, daß

[1]) Doch hat schon Saussure 1804 Bidens und Polygonum in Wasser kultiviert.

der Stamm nach oben wachsen und an der Luft und am Licht sich ausbreiten kann, während die Wurzel in der im Glasgefäß enthaltenen „Nährlösung" sich verzweigt (Fig. 19). Es ist zweckmäßig, die Gefäße vor Lichtzutritt zu schützen, am besten sie durch Eingraben in den Boden gleichzeitig in gleichmäßiger und nicht zu hoher Temperatur zu halten.

Als Nährsalze werden dem Wasser in einer Konzentration von wenigen Promille z. B. folgende Stoffe beigesetzt (auf 1 Liter Wasser):

I.	II.	III.
Birner u. Lucanus (1866)	Knop (1868, 606; 1884)	Sachs 1882, 342
ca. 0,5 g Magnesiumsulfat	0,25 g Magnesiumsulfat	1,0 g Salpetersaures Kalium
ca. 1,5 „ Kalknitrat	1,00 „ Kalknitrat	0,5 „ Chlornatrium
ca. 1,0 „ Saures phosphors. Kalium	0,25 „ Saures phospors. Kalium	0,5 „ Calciumsulfat
		0,5 „ Magnesiumsulfat
ca. 1,1 g Phosphors. Eisenoxyd	0,12 g Chlorkalium	0,5 „ Phosphorsaurer Kalk (fein pulverisiert)
	Spur Eisenchlorid	Spur Eisenchlorid

Mit der ersten dieser Nährlösungen, die am einfachsten zusammengesetzt ist, haben z. B. Birner und Lucanus umfangreiche Kulturversuche mit Hafer gemacht und es gelang ihnen, eine Vermehrung des Trockengewichts dieser Pflanze von 1 auf 138 zu erzielen. Sehen wir vom Stickstoff ab, der uns später noch beschäftigen wird und der ja auch nicht zu den „Aschenbestandteilen" gehört, so kommt also die Pflanze mit folgenden sechs Elementen aus: K, Ca, Mg, S, P, Fe; sie kann also die zwei weiteren, von Salm-Horstmar für nötig erachteten Elemente, Si und Mn ebenso entbehren wie das Cl, dessen Notwendigkeit Salm zweifelhaft geblieben war. Diese sechs Elemente sind aber auch alle absolut unentbehrlich, und wenn auch nur eines aus der Nährlösung wegbleibt, so wird dadurch sofort die Produktion der Trockensubstanz stark herabgedrückt; anstatt von 1 auf 138, stieg sie ohne Mg auf 5,1; ohne Ca auf 1,3; ohne K auf 9,2 (vgl. Fig. 19, *II*); ohne Fe auf 7,3 (in einem anderen Versuch auf 3,3); ohne P auf 6,5; ohne S auf 4,9; und nur in einem zweiten Experiment ohne S stieg sie relativ hoch, auf 35,4.

Zahllose Versuche sind nun mit Nährlösungen angestellt worden, die den angeführten gleich oder ähnlich waren. Man hat gefunden, daß die ganze Lösung am besten schwach sauer reagieren soll, jedenfalls nicht ohne schwere Schädigung der Pflanze alkalisch reagieren darf. Eine Ausnahme machen höhere und niedere Wasserpflanzen, die vielfach in schwach alkalischer Lösung besser gedeihen als in saurer (Benecke 1898). — Neben der Reaktion ist dann ferner die Konzentration und die Menge, in der die Nährlösung der Pflanze zur Verfügung steht, von großer Wichtigkeit. Im allgemeinen verwendet man das Salzgemisch in einer Lösung von 1—5 ‰; doch fand Nobbe (1867) 5 ‰ für die Gerste schon schädlich und empfiehlt deshalb schwächere Konzentrationen und große Gefäße. In neuerer Zeit hat auch Wortmann (1892) die Verwendung sehr großer Kulturgefäße von ca. 25 Liter Inhalt empfohlen; in der Tat gedeihen in solchen die Pflanzen ausgezeichnet, und man hat auch nicht nötig, im Laufe der Vegetation für Erneuerung der Nährsalze Sorge zu tragen.

Zur Wasserkultur eignen sich in erster Linie einjährige Pflanzen, weil sie ein rasches Resultat geben. So hat man viele Gramineen, Cruciferen, Buchweizen, Rüben, Lein, Tradescantia, ja sogar Kartoffeln mit bestem Erfolg in „Wasserkultur" erzogen, und besonders für

Buchweizen (Nobbe 1868) wird berichtet, daß er so besser gedieh und eine viel größere Gewichtsvermehrung (von 1 auf 4786) aufwies, als bei gewöhnlicher Kultur im Boden. Eine ähnliche vortreffliche Entwicklung erzielte Wolff (1868) beim Hafer (Gewichtszunahme von 1 auf 2359).

Auch manche Bäume wie Eiche, Roßkastanie und Erle konnten in wässeriger Lösung kultiviert werden, doch ist es nicht wunderbar, wenn nicht jede Pflanze sich als zur Wasserkultur günstig erweist, denn diese Methode setzt eine Anpassungsfähigkeit des Wurzelsystems an sehr unnatürliche Bedingungen voraus, und eine solche ist eben nicht jeder Pflanze gegeben. Wo aber die Wasserkultur nicht günstig auf das Gedeihen der Pflanze einwirkt, da empfiehlt sich die besonders von Hellriegel (1883) verwendete Kultur in ausgeglühtem und mit Schwefelsäure gekochtem Quarzsand, dem die zu prüfenden Stoffe beigemischt werden.

Die Kulturmethoden der niederen Pflanzen, Algen und Pilze, sind keiner eingehenderen Besprechung zu unterziehen, da sie einesteils selbstverständlich sind, andernteils — wie bei den Meeresalgen — noch mancher Verbesserung bedürfen.

Fassen wir nun die Ergebnisse zusammen, die in bezug auf die Notwendigkeit der Aschensubstanzen bei den verschiedenen Pflanzen bisher gewonnen worden sind, so müssen wir betonen, daß die 6 Elemente, die nach Birner und Lucanus der Hafer bedarf, auch allen anderen Phanerogamen unentbehrlich sind, daß aber jedenfalls die Mehrzahl dieser mit diesen 6 Elementen auch auskommt, während der Buchweizen z. B. nach Nobbe (1862) entschieden außerdem noch Chlor nötig hat. Da auch in anderen Fällen eine günstige Wirkung dieses Elementes bemerkt worden ist, so pflegt es den Nährlösungen zugesetzt zu werden. Daß möglicherweise einzelne Pflanzen besondere Ansprüche in bezug auf die Aschensubstanzen machen, wird weiterhin noch zu besprechen sein. Dagegen ist auf der anderen Seite auch, namentlich durch Benecke (1894—98) und Molisch (1895—96) festgestellt worden, daß die niederen Pflanzen, die Algen und Pilze, weniger Ansprüche machen als die Phanerogamen, denn bei ihnen ist das Calcium entbehrlich, demnach also nur 5 Elemente notwendig.

Von jedem notwendigen Element bedarf die Pflanze eine gewisse Menge. Ist eines von ihnen in zu geringer Menge vorhanden, so kann sich die Pflanze auch durch den größten Ueberschuß der anderen nicht weiter entwickeln. Man drückt dies auch häufig so aus (Ad. Mayer 1902, 1, 323): Der im Minimum vorhandene Nährstoff ist maßgebend für die gesamte Größe der Produktion („Gesetz des Minimums"). Worin nun aber die Notwendigkeit dieser 5 oder 6 Elemente begründet ist, darüber wissen wir trotz vielseitiger Forschung leider nur erst sehr wenig, und wenn wir dieses Wenige jetzt besprechen, so wollen wir gleichzeitig die Frage mitbehandeln, in welcher Verbindung diese Elemente Verwendung finden. Verhältnismäßig gut orientiert sind wir noch über die Bedeutung von S und P, insofern als wir ihre Notwendigkeit einsehen, da ja beide Elemente an der Konstitution der Eiweißkörper gerade so wie C, N, O und H teilnehmen; der Schwefel wohl allgemein, der Phosphor nur bei gewissen Verbindungen, z. B. den Nucleinen und manchen Globulinen. Es ist übrigens keineswegs gleichgültig, in welcher Bindung diese Elemente der Pflanze

geboten werden, vielmehr hat sich gezeigt, daß sie nur in hochoxydierter Form als Schwefelsäure und Phosphorsäure Verwendung finden können. Schweflige und unterschweflige Säure sind ebenso ungeeignet wie phosphorige und unterphosphorige Säure, ja sie wirken sogar auf viele Pflanzen giftig; auch als Elemente können S und P nicht von den Pflanzen verwendet werden.[1]) Die Schwefelsäure muß, an irgendein Metall gebunden, der Pflanze geboten werden, und es ist im Prinzip gleichgültig, ob man K-, Mg-, Ca-sulfat und damit zugleich notwendige Metalle gibt, oder ob man Natrium- oder Ammoniumsulfat verwendet. — Wo dann die Sulfate und Phosphate in Pflanzensubstanz umgewandelt, „assimiliert" werden, darüber wissen wir nichts. Schimper (1890) hat gezeigt, daß die Pflanzen, die reichlich Sulfate aufnehmen, diese auch in manchen Zellen unverändert aufspeichern; wenn aber nur wenig Sulfate zur Verfügung stehen, werden diese sofort beim Eintritt in die Pflanze in eine Form gebracht, in der sie die Schwefelsäurereaktion nicht mehr geben, und ausnahmslos wird diese Reaktion bei den jugendlichen Zellen aller Meristeme, ferner bei Samenknospen und Pollenkörnern vermißt. Aehnlich steht es mit der Phosphorsäure: sie kann als K oder Na-salz gegeben werden, und diese Verbindungen haben vor denen mit Ca, Mg oder Fe den Vorzug der Löslichkeit. An denselben Orten, wo die Sulfatreaktion fehlt, fehlt auch die Phosphorsäurereaktion, doch kennt man bestimmte Pflanzen, wie z. B. die Roßkastanie, Forsythia, die Zwiebel u. a., die in den alten Parenchymzellen der Blätter große Mengen von Phosphaten aufspeichern (vgl. auch Vorl. 11). — Erwähnen wollen wir, daß außer den Eiweißkörpern noch andere S-haltige Verbindungen bekannt sind, die aber wegen ihres beschränkten Vorkommens hier nicht besprochen werden sollen; ferner sei auf Vorl. 18 verwiesen, wo eine spezifische Bedeutung des Schwefels im Leben der Schwefelbakterien behandelt wird.

Als drittes Nichtmetall nennen wir das Chlor. Es wird nur als Salzsäure verwendet und gewöhnlich als KCl der Lösung zugesetzt. Es ist schon gesagt worden, daß es an Wichtigkeit nicht auf gleiche Stufe mit S und P gestellt werden kann, da es zwar wohl allgemein nützlich, aber nur selten direkt notwendig sein dürfte. Außer für den schon genannten Buchweizen trifft dies (nach Beyer 1869) für Erbse und Hafer zu; worin aber in diesen Fällen die Bedeutung des Chlors zu suchen ist, entzieht sich völlig unserer Kenntnis. Man hätte vielleicht erwarten sollen, daß es besonders bei den auf kochsalzhaltigem Boden wachsenden Pflanzen eine Rolle spiele, doch sind einige von diesen mit gutem Erfolg auch ohne Cl erzogen worden. Ob auch die Meeresalgen ohne dieses Element existieren können, weiß man nicht.

Von Metallen ist das Kalium, wie wir sahen, absolut unentbehrlich; dabei ist es gleichgültig, an welche Säure es gebunden ist. Man hat vielfach versucht, es durch die verwandten Alkalien: Lithium, Natrium, Rubidium und Caesium zu ersetzen, doch zeigten sich alle bei den höheren Pflanzen dazu vollkommen untauglich, und mit Ausnahme von Natrium sind auch alle Gifte. Das Natrium vermag allerdings bis zu einem gewissen Grad einen Ersatz für Kalium zu leisten, dann nämlich, wenn das letztere nur in geringer Menge vorhanden

[1]) Nebenbei sei hier bemerkt, daß von allen unentbehrlichen Stoffen nur einer als Element Verwendung findet: der Sauerstoff.

ist. Unter diesen Umständen gedeiht die Pflanze besser, wenn Na zugesetzt wird, als ohne dieses; man kann also von einer partiellen Vertretbarkeit des K durch Na reden, darf aber nicht vergessen, daß eben in anderen und zwar offenbar in den Hauptfunktionen eine solche nicht existiert. Anders scheint die Sache bei niederen Organismen zu liegen. Die Cyanophyceen (Benecke 1898, S. 96) sollen mit Na ebenso gut wie mit K auskommen; bei niederen Pilzen ist K durch Na und Li nicht zu ersetzen, doch konstatierte Benecke bei alleiniger Darreichung von Rubidium eine beträchtliche Vermehrung der Trockensubstanz, die bei gewissen Konzentrationen ungefähr ebenso groß war, wie bei Ernährung mit Kalium. Freilich war hier nur eine Ausbildung der Vegetationsorgane und keine Sporenbildung eingetreten, also kann von einer vollständigen Vertretbarkeit des K durch Ru nicht die Rede sein. Das Verhalten des Cs schließt sich an das des Ru an. Die Möglichkeit liegt noch vor, daß Kaliumverunreinigungen dieser Metalle, die sich nicht beseitigen ließen, den Erfolg beeinflußten; eine andere Deutung des jedenfalls auffallenden Resultates wird später gegeben. Sehen wir von diesen Fällen ab, deren Beurteilung noch zweifelhaft ist, so bleibt unser Resultat von der absoluten Notwendigkeit des Kaliums bestehen. Fragen wir nun aber nach der Funktion des K in der höheren Pflanze, so werden wir gut tun, zunächst einmal das Ergebnis der mit Ausschluß von K angestellten Wasserkulturen ins Auge zu fassen. Schimper (1890) beobachtete bei Tradescantia, daß auch bei Ausschluß von K fortwährend neue Organe am Vegetationspunkt angelegt werden, die dennoch K enthalten. Sie beziehen dieses aus älteren Blättern, die bei dieser Entziehung absterben. Die neu entstehenden Blätter werden aber immer kleiner und dünner und weisen schließlich ganz winzige Dimensionen auf. Da aber die aus absterbenden Geweben kommenden K-mengen immer weniger werden, so stirbt endlich auch der Vegetationspunkt ab. Der Versuch spricht mit deutlichen Worten: das Kalium ist unentbehrlich bei der Anlage der Organe, deren Größe innerhalb gewisser Grenzen von dem K-vorrat abhängt. Wollen wir uns eine nähere Vorstellung machen über die Funktion des K, so verlassen wir zwar den Boden des Tatsächlichen, nicht aber des Wahrscheinlichen, wenn wir vermuten, daß das Kalium am Aufbau der wichtigsten im Protoplasma vorkommenden Verbindungen, also der Eiweißkörper sich beteiligt. Diesbezügliche Erfahrungen der physiologischen Chemie scheinen zwar nicht vorzuliegen, doch kann jeder Tag sie bringen.

Aehnliches wie vom Kalium gilt vom Magnesium. Es kann durch kein verwandtes Erdalkali ersetzt werden und ist im ganzen Gewächsreich unentbehrlich. Mg-freie Wasserkulturen haben einen ganz ähnlichen Habitus wie die K-freien. Man wird also auch hier vermuten dürfen, daß Mg am Aufbau von Eiweiß teilnimmt, und dies um so mehr, als nach Schmiedeberg (1877) die Eiweißkrystalle der Paranuß ein Magnesiumsalz des Vitellins sind, und da Grübler (1881) auch im krystallisierten Eiweiß des Kürbisses einen nicht unbedeutenden Gehalt an Mg nachweisen konnte. Auch im Chlorophyll scheint stets Mg enthalten zu sein.

Wesentlich anders verhält sich das Calcium. Schon weil es bei Algen und Pilzen meistens[1]) unnötig ist, wird man es nicht für einen

[1]) Spirogyra und Vaucheria bedürfen des Ca! (Benecke 1898.)

wichtigen Bestandteil der Eiweißkörper des Protoplasmas halten wollen, obwohl ja Verschiedenheiten in den wichtigsten chemischen Verbindungen der einzelnen Pflanzengruppen bestehen können. Indes sprechen auch andere Gründe gegen eine solche Bedeutung des Ca bei den Phanerogamen. Vor allen Dingen fehlt es nach Schimper an den Stellen, wo die Neubildung von Protoplasma stattfindet und wo K und Mg immer nachweisbar sind, an den Vegetationspunkten; dagegen tritt es in großer Menge in älteren Organen, vor allen Dingen in Blättern auf. Auch ist der Habitus von Tradescantia in Ca-freier Wasserkultur ein ganz anderer als bei Fehlen von K und Mg. In den ersten Wochen sieht die Kultur gesund aus, die neu entstehenden Blätter sind von normaler Größe — dann fangen sie, und nicht die alten Organe, an abzusterben unter Auftreten von braunen Flecken. Schimper hat gezeigt, daß diese braunen Flecken eine Folge der Giftwirkung der Oxalsäure sind, die bei Mangel an Ca nicht neutralisiert werden kann, und er ist geneigt, allgemein die Funktion des Ca in der Neutralisation dieser Säure zu erblicken. Pfeffer (Phys. I, 427) macht dagegen u. a. geltend, daß auch diejenigen Pflanzen, die kein Kalkoxalat bilden, und deren sind nicht ganz wenige, durch freie Oxalsäure oder Kaliumoxalat gerade so geschädigt werden wie die anderen. Ferner konnte Portheim (1901) in Ca-frei erzogenen und entsprechend erkrankten Bohnen weder Oxalsäure noch eine andere freie starke Säure nachweisen. Mag also auch die Schimpersche Hypothese in Einzelfällen zutreffen, so kann sie doch nicht allgemein die Notwendigkeit des Calciums erklären, und wir müssen gestehen, daß wir diese zurzeit noch nicht begreifen. Sollte ein Ersatz des Calciums durch ein anderes Metall möglich sein, so wäre zuerst an Strontium zu denken, doch sind die Versuche von Haselhoff (1893), die diese Vertretbarkeit beweisen sollen, nicht sehr überzeugend. Benecke (1895, S. 521) fand Sr für Pilze giftig.

Bezüglich der Erkenntnis der Funktion des Eisens glaubte man lange in viel besserer Lage zu sein als mit den anderen Aschenbestandteilen. Eisenmangel bewirkt nämlich bei Phanerogamen eine höchst charakteristische Erscheinung, die Chlorose. Sie besteht darin, daß die jungen Organe blaßgelb oder weiß zum Vorschein kommen und dann bald absterben, weil ihnen der grüne Chlorophyllfarbstoff fehlt, der eine außerordentlich wichtige Funktion in der Ernährung der Pflanze spielt (Vorl. 9). Zur Erziehung chlorotischer Pflanzen ist vor allen Dingen eine Nährlösung nötig, in der sorgfältig jeder Eisengehalt ausgeschlossen ist. Aber auch dann pflegt die Chlorose erst allmählich einzutreten; die ersten Blätter von Keimpflanzen sind immer grün, weil ihnen aus den Reservestoffen noch genug Eisen zufließt. Dementsprechend eignen sich Pflanzen mit großen Cotyledonen, z. B. Phaseolus, überhaupt schlecht zu solchen Versuchen, weil da der Eisenvorrat eventuell für die ganze Pflanze ausreicht. Gute Resultate hat man mit Mais, Buchweizen, Erbse und Sonnenblume erzielt. In eisenfreier Nährlösung gezogene Erbsenkeimlinge entwickeln nach Molisch (1892) zunächst etwa 3—4 grüne, dann ein gelblich-grünes Blatt; die darauf entstehenden Blätter sind samt den Ranken schneeweiß. Bei solchen chlorotischen Pflanzen kann man, wie zuerst E. Gris 1843 zeigte, noch nachträglich ein Ergrünen erzielen, wenn man ihnen ein Eisensalz zur Aufnahme durch die

Wurzel oder auch direkt durch das chlorotische Blatt bietet. Zum Gelingen des letzteren Versuches ist eine gewisse Permeabilität der Cuticula erforderlich, wie sie nach Molisch (1892) namentlich Helianthus zukommt. Uebrigens muß das chlorotische Organ noch jung sein, wenn ein Ergrünen eintreten soll, bei älteren hilft nachträglicher Eisenzusatz nichts mehr.

Da man lange Zeit der Ansicht war, das Chlorophyll enthalte Eisen, so erschien das Auftreten und das Verschwinden der Chlorose in diesen Versuchen vollkommen erklärt. Nun ist aber dieser Eisengehalt des Chlorophylls in neuerer Zeit von Molisch (1892) wieder geleugnet worden und außerdem eine ältere Angabe von Raulin (1869) durch Molisch (1892) und Benecke (1895) bestätigt worden, daß auch die chlorophyllfreien Pilze das Eisen nicht entbehren können. Danach stellt sich dann aber die Funktion des Eisens als eine ganz andere heraus. Es scheint so, als ob dieses Metall gerade wie K und Mg zum chemischen Aufbau des Protoplasmas unentbehrlich sei, und wenn es fehlt, so entsteht als sekundäre Störung in den höheren Pflanzen die Chlorose. Das Eisen ist übrigens durch andere verwandte Elemente, z. B. das Mangan nicht zu ersetzen.

Wir haben nun die in der Nährlösung enthaltenen Elemente der Reihe nach besprochen, bis auf eines, den Stickstoff. Ohne Stickstoff in der Form von Salpetersäure würden aber alle anderen Salze die Pflanze nicht zu einer erheblichen Vermehrung des Trockengewichtes bringen können, und deshalb erscheint es zweckmäßig, die Salpetersäure als einen notwendigen, aus dem Boden bezw. dem Wasser stammenden Stoff hier nicht völlig zu übergehen, obwohl ja ihr Stickstoff sich nicht in der Asche der Pflanze findet, und sie deshalb streng genommen an dieser Stelle nicht zu erwähnen wäre. Indes ist zu bedenken, daß die Eigenschaft der bisher besprochenen Elemente, feuerbeständig zu sein, für die Pflanze gänzlich irrelevant ist, und ebenso ist es ohne Bedeutung, daß bei der Verbrennung der Stickstoff in Gasform oder als Ammoniak entweicht, denn in der Pflanze wird der Stickstoff sehr zähe festgehalten und kann gewiß nur sehr selten in Gasform entweichen. Wir wollen uns aber damit begnügen, hier darauf hinzuweisen, daß der Stickstoff genau in demselben Sinne wie S, P, K, Ca, Mg und Fe ein unentbehrlicher Nährstoff einer jeden Pflanze ist; eine ausführliche Besprechung der anschließenden Verhältnisse wäre an dieser Stelle verfrüht (vgl. Vorl. 11).

Blicken wir zurück, so haben wir eine sichere Funktion für N, S und P erkannt, die zweifellos am Aufbau der lebendigen Substanz beteiligt sind, und wir dürfen mit Grund vermuten, daß sich ihnen K, Mg und Fe anschließt, müssen aber mit Bestimmtheit behaupten, daß das für das Ca im allgemeinen nicht gilt. In der Literatur — und diese ist höchst umfangreich — findet man aber noch eine Menge von Vermutungen, Gedanken und Hypothesen über die Funktion der unorganischen Nährsalze ausgesprochen, die von den Zeiten Liebigs bis auf unsere Tage reichen. So sollen die Basen nach Liebig in erster Linie zur Abstumpfung der Säuren dienen; daß sie Säuren neutralisieren, ist nicht zu bezweifeln, warum aber dazu ganz bestimmte Metalle notwendig wären, ist schwer zu fassen. So soll das Kalium gerade für die Bildung osmotisch wirksamer Substanz nötig sein, andere Elemente sollen die Wanderung des Eiweißes, der Kohlehydrate, die Bildung der Membran, des Zellkernes und anderer Organe der Zelle

ermöglichen oder bewirken. Wir wollen uns mit diesem summarischen Hinweis auf diese Literatur begnügen, eine eingehende Besprechung kann unterbleiben, da alle diese Ansichten durchaus ungenügend fundiert sind.

Neben den notwendigen Aschenbestandteilen nimmt aber wohl jede Pflanze auch entbehrliche aus dem Substrat in bald größerer, bald geringerer Menge auf. In der Beziehung ist indeß jede Verallgemeinerung unstatthaft, und wenn auch schon recht viele Pflanzen gefunden worden sind, die mit den behandelten 6 Elementen auskommen, so können doch andere auch wieder besondere Ansprüche machen. Der Buchweizen, der ohne Cl nach Nobbes (1862) Forschungen nicht recht fruchten kann, ist gewiß ein auffallendes Beispiel für spezifische Differenzen. Zu prüfen wären vor allen Dingen die Stoffe, die nur bei bestimmten Pflanzen sich finden. So wäre es gewiß nicht überraschend, wenn der Nachweis geliefert werden könnte, daß das Jod für die Meeresalgen ein wichtiger Nährstoff sei, oder wenn sich herausstellte, daß das Aluminium, das bei Lycopodium Chamaecyparissus, complanatum und clavatum 22—39 Proz. der Asche bildet, bei der Mehrzahl der Pflanzen, auch manchen Lycopodiumarten, aber nur in minimalen Spuren vorkommt, daß das Al bei diesen bestimmten Pflanzen eine besondere Funktion hat. Ebenso könnte das Lithium, das ja im allgemeinen nicht nur für überflüssig, sondern sogar für giftig gilt, bei den Pflanzen, in denen es Tschermak (1899), auch wenn sie von verschiedenen Lokalitäten stammten, mit großer Konstanz auffand, nützlich sein.

Für einige Substanzen ist aber wirklich der Nachweis geliefert, daß sie, obwohl sie in großen Mengen aufgenommen zu werden pflegen, doch wirklich entbehrlich sind, womit aber nicht gesagt ist, daß sie vollkommen funktionslos sein müssen. Da ist vor allen Dingen das Natrium zu nennen, das z. B. in fast sämtlichen Analysen der Tabelle S. 98 in größerer Menge auftritt, als das unentbehrliche Fe. Daß das einmal in die Pflanze aufgenommene Element aber auch gewisse Funktionen übernimmt, darf man wohl voraussetzen, wenn es auch nicht nachzuweisen ist. So wird es wohl an Stelle von anderen Metallen zur Neutralisation von Säuren dienen können und als Salz auch osmotische Wirkung im Zellsaft ausüben. — An zweiter Stelle nennen wir dann das Silicium, das bei den Diatomeen, den Schachtelhalmen und den Gräsern als Kieselsäure in großen Mengen vorkommt (vgl. Analysen S. 98 Nr. 10 und 11), und in weitaus den meisten Fällen in den Membranen älterer Stämme und Blätter lokalisiert ist, dagegen in jugendlichen Organen und Samen sehr zurücktritt. Seine Speicherung weist natürlich noch nicht auf eine Betätigung im Stoffwechsel hin, denn sie kann schon durch Entziehung des Lösungsmittels erfolgt sein. Salm-Horstmar hielt die Kieselsäure noch für einen notwendigen Stoff, Sachs (1862) aber zeigte, daß beim Mais in Wasserkultur die Kieselsäure fast ganz ausgeschlossen werden kann, ohne daß die Pflanze darunter leidet. Ganz streng ist der Beweis freilich noch nicht, denn die Asche der „Si-frei“ erzogenen Maispflanze enthält noch immer 0,7 Proz. Kieselsäure (anstatt 18—23 Proz.), die sie wohl aus dem Glase aufgenommen hat. Auch Jodin (1883), der vier Generationen von Mais hintereinander in kieselsäurefreier Lösung erzog, ist es nicht gelungen, das Si vollkommen auszuschließen; hatte er doch in der zweiten Generation noch mehr SiO_2 als SO_3. Und auf

der anderen Seite fehlt es auch nicht an Beobachtern, die entschieden einen günstigen Einfluß der Kieselsäure konstatieren, so z. B. aus neuester Zeit Swiecicki (1900). So können wir zurzeit wohl sagen, daß die großen Massen von SiO_2 bei den Gramineen gewiß entbehrlich sind, wir wissen aber nicht, ob ein gänzliches Fehlen derselben von ihnen ertragen wird. Ueber die Nützlichkeit oder Entbehrlichkeit der Kieselsäure bei den Schachtelhalmen und Diatomeen sind wir gänzlich unorientiert. Es ist ferner darauf hingewiesen worden, daß die Kieselsäure, auch wenn sie für den Chemismus entbehrlich ist, doch in biologischer Hinsicht der Pflanze manchen Nutzen bringen kann. So zeigt sich also eine bedenkliche Unsicherheit in unseren Kenntnissen auf diesem doch so viel bearbeiteten Gebiete, und es wäre wohl möglich, daß ein Biologe die Behauptung zu vertreten geneigt ist, alle in der Pflanze vorkommenden Aschensubstanzen hätten einen bestimmten Nutzen, nur sei dieser noch nicht überall erkannt und gewiß nicht immer auf dem Gebiete des Stoffwechsels zu suchen.

Unter diesen Umständen wollen wir auf eine vollständige Aufzählung der sog. „entbehrlichen" Aschensubstanzen verzichten und nur noch das Mangan erwähnen als ein Element, das uns auf eine neue Gruppe von Tatsachen bringen wird. Es ist ja im Erdboden nicht sehr verbreitet, findet sich aber bei sehr vielen Pflanzen, wenn auch meist nur in Spuren. Nun hatte Raulin (1869) gefunden, daß das Mangan förderlich auf die Entwicklung der Schimmelpilze einwirke. Es besteht aber gar kein Zweifel, daß diese Organismen durch Generationen hindurch ohne Mangan existieren können, daß also dieses Element nicht zu den Nährstoffen gezählt werden kann. Noch auffallender waren Raulins Resultate mit dem Zink, die neuerdings von Richards (1897) vollauf bestätigt wurden.[1]) Dieser bemerkte schon bei Zugabe von 0,0005 Proz. $ZnSO_4$ zur Nährlösung eine deutliche Förderung des Pilzwachstums, und eine Gabe von 0,003 Proz. $ZnSO_4$ brachte die Pilzernte auf das doppelte Gewicht. In dieser Konzentration war der größte Effekt zu erzielen, eine weitere Vermehrung des Zinks inhibierte nicht nur die Gewichtsvermehrung, sondern erwies sich direkt als schädlich. Es sind nun aber eine ganze Reihe von Substanzen bekannt geworden, die in ähnlicher Weise, also in äußerst schwachen Konzentrationen günstig, bei geringer Steigerung giftig wirken. $CoSO_4$ zeigt seine optimale Wirkung in einer Konzentration von 0,002 Proz., $NiSO_4$ bei 0,033 Proz. Ono (1900) fand Wachstumsbeschleunigung nach geringen Gaben von $LiNO_3$, K_2AsO_3 und NaFl bei Algen und von $HgCl_2$ und $CuSO_4$ bei Pilzen. Aber nicht immer tritt rasch eine Giftwirkung ein, so z. B. gewiß nicht beim Silicium, das nach Raulin und Richards förderlich wirkt. Andererseits scheint es aber auch Gifte zu geben, die auch in geringen Dosen schädlich und nie wachstumsfördernd wirken, so z. B. $HgCl_2$, $CuSO_4$ bei Algen (Ono), $CuSO_4$ bei Aspergillus (Richter 1901). Wie soll man nun den Erfolg dieser Zusätze deuten? Raulin rechnete Zn und Si direkt zu den Nährstoffen der Pilze. Dem wird man heutzutage nicht mehr beistimmen können, und man wird sich Richards anschließen, der nach dem Vorgang Pfeffers (1895) in solchen Fällen nicht von einer Nährwirkung, sondern von einem „Reiz" spricht, den diese Stoffe ausüben. — Die Entwicklung der Pilze erfolgt übrigens bei Zugabe der optimalen Mengen der

[1]) Einige Korrekturen zu Richards bei A. Richter (1901).

Reizstoffe nicht mehr normal, sondern es tritt eine Steigerung des vegetativen Wachstums, dafür aber eine Hemmung der Conidienbildung ein; es ist also die normale Korrelation der Organe gestört, und der Organismus wäre nicht imstande, dauernd unter solchen Umständen zu gedeihen. — Im großen und ganzen ist es möglich, die Nährstoffe von den Reizstoffen zu unterscheiden: Wenn die Nährstoffe sorgfältig eliminiert werden, ja selbst wenn nur einer von ihnen fehlt, stellt der Organismus seine Entwicklung ein; fehlen die Reizstoffe, so wächst er nur langsamer, aber im übrigen normal. Doch nicht in allen Fällen ist diese Unterscheidung leicht durchzuführen; so wird z. B. das Eisen große Schwierigkeiten machen, das ja nur in Spuren nötig ist, und das vielleicht als Nährstoff und als Reizstoff wirkt. Auch ist zu bedenken, daß selbst notorische Nährstoffe, z. B. Kalisalze, nur in geringer Konzentration ertragen werden, bei höherer aber schon durch ihre osmotische Wirkung hemmen.

Die angeführten Tatsachen machen eine ganze Reihe von Erscheinungen verständlich, die bisher nicht zu erklären waren; so z. B. Beneckes Resultate mit Rubidium, wenn man annimmt, das verwendete Rubidium sei noch nicht kalifrei gewesen. Dann würde man in dem Rubidium nur einen Reizstoff erblicken und den Kalispuren die Nährwirkung zuschreiben. Das Rubidium wirkte ja in der Tat ähnlich wie $ZnSO_4$, es war in noch relativ geringer Menge direkt giftig, und es verhinderte die Conidienbildung. Ferner erklärt sich wohl durch Reizwirkung der fördernde Einfluß, der mehrfach bei Siliciumzusatz in Wasserkulturen beobachtet wurde, vielleicht auch die günstige Wirkung, die ein Zusatz von S_2C zum Ackerboden vor Beginn der Vegetation hat, die Wirkung von FlNa auf das Saatgut und möglicherweise auch diejenige des Kupfers auf höhere Pflanzen. Das Kupfer ist ja im allgemeinen sehr schädlich, und Nägeli hat gezeigt, daß es bei Spirogyra in einer Verdünnung noch tödlich wirkt, in der es chemisch nicht mehr nachgewiesen werden kann. Hattori hat 0,00005 Proz. $CuSO_4$ für die Erbse und 0,000005 Proz. für den Mais als die Grenzkonzentration bezeichnet, oberhalb deren eine Schädigung eintritt. Kupfervitriol wird ja aber in Verbindung mit Kalk unter dem Namen „Bordeauxbrühe“ in der Landwirtschaft mit großem Erfolg zur Bekämpfung von Pilzkrankheiten verwendet, und seine Anwendung hat nicht nur den gewünschten Erfolg gehabt, sondern auch eine Nebenwirkung, die man nicht erwartet hatte. Es zeigte sich nämlich, daß die mit der sog. „Bordeauxbrühe“ gespritzten Pflanzen besser gedeihen als nicht behandelte Kontrollpflanzen, auch wenn die letzteren zufällig von einer Pilzinfektion verschont bleiben. Die Förderung der Reben und Kartoffeln, die gekupfert werden, spricht sich in lebhafterem Grün, also reichlicher Chlorophyllbildung und dementsprechend in gesteigerter Produktion organischer Substanz aus. Die Frage, weshalb das Spritzen diesen Erfolg hat, ist aber noch nicht gelöst, und es sind die verschiedensten Vermutungen darüber ausgesprochen worden. So hat man den günstigen Effekt dem Kalk zuschreiben wollen; Aderhold (1899) weist neuerdings darauf hin, daß die Verunreinigung der Substanz mit Eisen die Ursache sei; es ist aber auch möglich, daß das Kupfer für den Erfolg verantwortlich zu machen ist; jedenfalls darf man das Gegenteil daraus nicht schließen, daß Cu in den Blättern auf chemischem Wege nicht nach-

zuweisen ist — denn wenn das Cu nützlich sein soll, dann darf es ja offenbar nur in recht minimalen Spuren eindringen.[1])

Zum Schluß wollen wir erwähnen, daß auch organische Stoffe verschiedener Art ähnliche Reizwirkungen auszuüben vermögen, wie die eben besprochenen anorganischen Salze. So waren in den Kulturen von Richards Cocain und Morphium schwache Reizmittel, Amygdalin hatte besseren Effekt. Diese Stoffe gehören freilich nicht mehr zu den „Aschenbestandteilen" der Pflanze und deshalb brechen wir hier ab, um an anderer Stelle nochmals auf die „Reizwirkung" zurückzukommen; dann werden wir auch besser imstande sein, dieselbe einigermaßen verständlich zu machen.

Literatur zu Vorlesung 7.

Aderhold. 1899. Centralbl. Bakt.; II, Abt. **5**, 217.
Bain. 1902. Bullet. Agric. Exp. Station Univ. Tennessee **15**, Nr. 2.
Benecke. 1894. Ber. D. bot. Ges. (105).
– 1895. Jahrb. wiss. Botan. **28**, 487.
– 1896. Botan. Ztg. **54**, 97.
– 1898. Botan. Ztg. **56**, 83.
Beyer. 1869. Versuchsstat. **11**, 263.
Birner u. Lucanus. 1866. Versuchsstationen **8**, 128.
Boussingault. 1860. Chimie agricole (2. Ed.) **1**.
Grandeau et Bouton. 1877. Compt. Rend. **84**, 129; Justs Jahresbericht 1877.
Gris. 1843. citiert nach Molisch 1892.
Grübler. 1881. Journ. f. pr. Chem. **131**, 97.
Haselhoff. 1893. Landw. Jahrbücher **22**, 851.
Hattori. 1899. Bot. Ztbl. **80**, 171.
Hellriegel. 1883. Beitr. zu d. naturw. Grundlagen d. Ackerbaues. Braunschweig.
Jodin. 1883. Annales d. Chim. et d. Phys. V, **30**, 485.
Knop. 1860. Versuchsstationen **2**, 65 u. 270.
– 1868. Kreislauf des Stoffes. Leipzig.
– 1884. Versuchsstat. **30**, 293.
Liebig, J. 1840. Die Chemie in der Anwendung auf Agrikultur, 7. Aufl., 1862.
Malaguti u. Durocher. 1858. Annales sc. nat. IV, **9**, 222.
Mayer, Ad. 1902. Agrikulturchemie, 5. Aufl. Heidelberg.
Molisch. 1895 u. 1896. Sitzungsber. Wiener Akademie **104**, I, 783; **105**, I, 633.
– 1892. Die Pflanze in ihrer Bez. zum Eisen. Jena.
Nägeli. 1893. Die oligodynamischen Erscheinungen. Basel.
Nobbe. 1862. Versuchsstationen **4**, 318.
– 1867. Versuchsstationen **9**, 478.
– 1868. Versuchsstationen **10**, 1.
Oso. 1900. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **13**, 141.
Pfeffer. 1895. Jahrb. wiss. Bot. **28**, 238.
Portheim. 1901. Sitzungsber. Wiener Akad. **110**, I, 113.
Raulin. 1869. Annales sc. nat. V, **11**, 93.
Richards. 1897. Jahrb. wiss. Bot. **30**, 665.
Richter. 1901. Centralbl. f. Bakteriol. II, **7**, 417.
Sachs, J. 1860. Versuchsstationen **2**, 22 u. 224.
– 1862. Flora **45**, 52.
– 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiol. Leipzig.
Salm Horstmar. 1856. Vers. und Resultate über d. Nahrung d. Pflanze. Braunschw.
Saussure, Th. 1804. Recherches sur la Végétation; Ostwalds Klassiker 15 u. 16.
Schimper. 1890. Flora **73**, 207.
Schmiedeberg. 1877. Zeitschr. f. physiol. Chem. **1**, 205.
Schrader. 1800. Preisschrift über die eigentl. Erzeugung der erdigen Bestandteile in den Getreidearten. Berlin.

[1]) Ein genaues Eingehen auf die „Kupferfrage" ist hier nicht möglich; aus neuester Zeit liegt eine Zusammenfassung nebst neuen Experimenten von Bain [1902] vor.

Senebier. 1800. Physiol. végétae., Bd. 3.
Swiecicki. 1900. Berichte aus d. landw. Instit. Halle 14.
Tschermak. 1899. Justs Jahresbericht **27**, 2, 188.
Wiegmann u. Polstorff. 1842. U. d. anorg. Bestandteile d. Pflanze. Braunschweig.
Wolff. 1868. Versuchsstationen **10**, 351.
— 1871—1880. Aschenanalysen v. landw. Produkten. Berlin.
Wortmann. 1892. Botan. Ztg. **50**, 643.

Vorlesung 8.

Die Aschensubstanzen II.

„Die Aschensubstanzen, die in keiner Pflanze fehlen, sind nicht etwa zufällige Verunreinigungen des Pflanzenkörpers, sondern sie sind wenigstens z. T. Baustoffe von gleicher Wichtigkeit, wie der Kohlenstoff und der Stickstoff." In diesen Satz etwa könnten wir die wichtigsten Ergebnisse der letzten Vorlesung zusammenfassen. Was dort mit dem Rüstzeug experimenteller Forschung bewiesen ist, das lehrt aber schon die Betrachtung der Pflanzen in der Natur und in der Kultur. Ohne Schwierigkeit läßt sich feststellen, daß der Boden, aus dem die Aschensubstanzen ja stammen, auch abgesehen von seinem Wassergehalt von größtem Einfluß auf die Entwicklung der Pflanze ist. In mineralstoffarmem Flußsand wachsen die Pflanzen ungleich schlechter als in der Gartenerde, und wenn die Gartenerde der Pflanze in ungenügender Menge zur Verfügung steht, wie das bei der Topfkultur in der Regel zutrifft, so sehen wir ebenfalls ein kümmerliches Gedeihen (Sachs 1892). Diese Beispiele machen ohne weiteres die Bedeutung der Qualität und der Quantität der Nährstoffe klar; weitere Studien über den Gehalt des Bodens an Nährstoffen und über die Art der Aufnahme derselben durch die Pflanze müssen aber diese unsere Einsicht vertiefen.

Wir denken dabei zunächst nicht an einen Ackerboden, der schon viele Generationen von Pflanzen ernährt und von diesen auch gewisse Substanzen zurückerhalten hat, sondern wir gehen von einem Boden aus, wie er sich in der Natur durch Verwitterung von Gestein bildet.[1]) Da die Sedimentärgesteine durch Verwitterung und Verschwemmung aus Urgesteinen entstanden sind, so sind in letzter Linie alle Böden auf die krystallinischen Massengesteine zurückzuführen. Je nach der Zusammensetzung des Urgesteins, aus dem er sich bildet, muß auch der Boden eine verschiedene chemische Zusammensetzung erhalten. Betrachten wir z. B. den Granit als Bodenbildner, so kann dieser (nach Girard; vgl. Mayer 1895, II. 12.) z. B. folgende Zusammensetzungen haben (in Proz.):

	Kieselsäure	Tonerde	Eisenoxydul	Kalk	Magnesia	Kali	Natron	Wasser
I.	72,6	15,6	1,5	1,3	0,3	5,0	2,3	0,8
II.	68,6	14,4	5,0	3,9	0,4	2,8	3,4	1,1

[1]) Eingehendere Angaben über die Eigenschaften des Bodens, als wir sie hier geben können, findet man bei A. Mayer (1895) und Raman (1893).

Aehnliche Resultate ergibt übrigens auch die Untersuchung von Gneis, Glimmerschiefer oder anderen Gesteinen; die Differenzen betreffen nur die Mengen der einzelnen Bestandteile, es kehren also immer dieselben Elemente in wechselnder Quantität wieder. Pulverisiert man demnach ein solches Gestein, so erhält man einen Boden, der von den wichtigen Nährstoffen der Pflanzen die Metalle K, Ca, Mg und Fe enthält; es fehlen ihm aber auch Schwefelsäure und Phosphorsäure nicht vollkommen, sie wurden nur, weil sie in verhältnismäßig geringer Menge auftreten, meist übersehen, aber wenn sie gesucht wurden, konnten sie überall gefunden[1]) werden (Mayer 1895, II 1.), und zwar in den Gesteinen in nicht geringerer Menge als in fruchtbarem Ackerboden. Wenn wir nun auch zu einem derartigen pulverisierten Granit etwa noch das einzige fehlende oder jedenfalls nur in sehr geringer Menge vorhandene Element, den Stickstoff in Form von Salpetersäure zugeben, so würden Kulturversuche in diesem Substrat zweifellos doch ein sehr klägliches Resultat geben, weil ja die Basen nicht wie in der Wasserkultur ausschließlich an Salzsäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure und Salpetersäure, sondern in überwiegender Masse an Kieselsäure gebunden sind, und so zumeist recht unlösliche Verbindungen vorstellen, zumal wenn sie wie gewöhnlich als Doppelsilikate auftreten. Bei der in der Jetztzeit herrschenden niedrigen Temperatur findet aber ein Kampf der Kohlensäure mit der Kieselsäure statt, der dahin führt, daß sich die Kohlensäure einer größeren Anzahl von Basen bemächtigt. Dieselben werden dadurch in lösliche Verbindungen übergeführt; das Gestein verwittert, wie man zu sagen pflegt, obwohl bei diesem Prozeß Wind und Wetter, also Sauerstoff und Wasser, viel weniger beteiligt sind als die Kohlensäure; freilich bedarf die letztere des Wassers um einzuwirken. So geht also die Kohlensäure mit verschiedener Geschwindigkeit an Na, Ca, K und Mg der Silikate über, dagegen vermag sie die Kieselsäure nicht aus ihrer Al-verbindung zu verdrängen. Nun bestehen aber die Urgesteine meistens aus einem Gemisch verschiedener Mineralien von ganz verschiedener Verwitterungsfähigkeit. Wenn wir uns an den Granit halten, so sind in diesem die Gemengteile Quarz und Glimmer außerordentlich beständig, dagegen verwittert der Feldspat (ein Doppelsilikat von Aluminium mit Kalium oder Natrium) leichter. Durch Einwirkung der Kohlensäure ensteht aus ihm einmal kohlensaures Natrium bezw. Kalium, und diese werden im Wasser gelöst, andererseits wasserhaltiges Aluminiumsilikat (Kaolin, Ton), das vollkommen unlöslich, aber weil es sehr feinkörnig ist, vom Wasser verschwemmt und als „Tonboden“ wieder abgesetzt werden kann. Wenn nun das ursprünglich so feste Gestein auf diese Art eines Bestandteiles beraubt wird, so entstehen Lücken und Hohlräume, in welchen dann neue Angriffspunkte für die Kohlensäure, zugleich aber auch für gewisse physikalische Wirkungen des Wassers, auf die hier nicht eingegangen werden soll, gegeben sind. Die Folge dieses Prozesses ist die Zerlegung der Granitfelsen in eine Masse von Feldspat-, Quarz- und Glimmerkörnern, die, wenn sie mit dem verbindenden Kaolin dem Urgestein noch aufgelagert bleiben, einen ursprünglichen, wenn sie durch fließendes Wasser verschwemmt und wieder abgelagert sind, einen Verschwemmungsboden bilden. Ein solcher hat nun für die

[1]) Die Schwefelsäure als Gips, die Phosphorsäure als Apatit.

Pflanze vor dem ursprünglichen Granit zwei Vorzüge: einmal ist er eine lockere Masse, kein festes Gestein mehr, die Pflanzenwurzeln vermögen also in ihn einzudringen, zweitens enthält er wasserlösliche Bestandteile und läßt solche fortwährend weiter entstehen, bis die letzten Feldspatmassen verschwunden sind. Das Wasser, das in einem solchen Boden kapillar festgehalten wird, und ebenso dasjenige, was ihn durchfließt, enthält daher immer gelöste Substanzen, aber freilich meist nur in geringer Menge. Einige Analysen von Bächen und Flüssen, die ihre Quellen im Urgestein haben, werden uns darüber belehren (Knop 1868, 124):

Ein Liter enthält	Gletscherbäche aus krystallinischem Schiefer		Ein Liter enthält	Gebirgsbäche in Granit u. Gneis	
	Möll bei Heiligenblut	Oetz		Regen bei Zwiesel	Iltz oberh. Hals b. Passau
Kohlens. Kalk	0,0084	0,00450	Chlornatrium	0,0025	0,0059
Kohlens. Talkerde	0,0035	0,00005	Natron	0,0056	0,0043
Kieselsäure	0,0072	0,00868	Kali	0,0096	0,0058
Eisenoxyd	0,0010	—	Kalk	0,0154	0,0092
Manganoxyd	0,0032	—	Talkerde	0,0026	0,0029
Tonerde	Spur	—	Eisenoxyd	0,0009	0,0027
Schwefels. Talkerde	—	0,01301	Schwefelsäure	0,0020	—
Schwefels. Natron	0,0009	—	Kieselsäure	0,0072	—
Chlornatrium	—	0,00043	Unlöslich	0,0018	0,0052
Schwebende Teile	0,0019	0,00853	Kohlensäure und Organisches	0,0335	0,0450
	0,0261	0,03520		0,0813	0,0905
			Ohne CO_2 u. organ. Substanz:	0,0478	0,0455

Vergleichen wir den Gehalt dieser natürlichen Gewässer an Aschensubstanzen mit den Nährlösungen unserer Wasserkulturen, so finden wir ihn etwa nur 100 mal so gering als dort und zudem vielfach noch aus unnötigen Stoffen bestehend. Es ist also klar, daß eine Hafer- oder Maispflanze, auch wenn die Phosphorsäure und Salpetersäure in so großer Menge vorhanden wären, daß sie der Analyse nicht entgehen könnten, doch schwerlich in einem derartigen Wasser gedeihen könnte. Das Bodenwasser dürfte aber ähnliche Zusammensetzung und ähnliche Konzentration aufweisen wie das Quell- und Flußwasser, und man begreift daher nicht, wie es den Pflanzen möglich ist, einen derartigen Boden zu besiedeln. Es lehrt aber auch die Beobachtung in der Natur, daß auf solchen ursprünglichen Verwitterungsböden niemals Pflanzen von der Organisationshöhe und den Ansprüchen, wie sie Hafer und Mais machen, vorkommen, sondern weit anspruchslosere Organismen. In den Urgebirgen erfolgt die Besiedelung der verwitternden Felsen immer zuerst durch Flechten, die zwar, wie wir annehmen müssen, qualitativ dieselben Ansprüche machen wie andere Pilze und Algen (S. 101), die aber mit sehr viel geringeren Quantitäten zufrieden sind, wohl weil sie ein außerordentlich langsames Wachstum haben, bezw. bei den Bedingungen eines so geringen Wachstums existieren können. Eine höhere Pflanze mit regerem Stoffwechsel würde sich unter solchen Umständen zu Tode wachsen. Sowie aber die Besiedelung eines ursprünglichen Bodens

mit Flechten einmal eingetreten ist, so folgen diesen bald auch Moose, Farne und schließlich Phanerogamen. Das Substrat geht dadurch immer mehr aus dem Zustand eines natürlichen Verwitterungsbodens in einen „Vegetationsboden" über; denn jede Generation von Pflanzen macht den Boden für die folgende geeigneter, obwohl sie ihm doch Nährstoffe entzieht. Es geschieht dies einmal dadurch, daß alle Pflanzen Kohlensäure ausscheiden, die, wie wir sahen, verwitternd wirkt; und zweitens dadurch, daß die absterbenden Teile der Pflanzen, und zwar nicht nur die im Boden befindlichen Wurzeln, sondern auch die oberirdischen Teile: Blätter, Zweige, schließlich sogar Aeste und Stämme wieder in den Boden gelangen und dort eine Zersetzung erfahren. Dabei wird ihre organische Substanz einerseits völlig zerstört, und es entsteht u. a. Kohlensäure, andrerseits wird sie in die schwer weiter zersetzbaren Humussubstanzen übergeführt, deren Farbe der Erdboden sein braunes bis schwarzes Aussehen verdankt. Durch die Kohlensäureproduktion bei der Zersetzung der Pflanzenreste ist die Bodenluft stets sehr reich an diesem Gas, — Wollny (1897, 145) gibt einen Minimalgehalt von 0,7 Proz. im Winter, einen Maximalgehalt von 4,8 Proz. im Sommer an — so daß auch aus diesem Grund der Pflanzenbestand weiter aufschließend auf die Gesteinsmassen des Bodens wirkt. Durch die Humussubstanzen treten weitere wichtige Veränderungen des Erdbodens ein, sowohl in physikalischer, wie in chemischer Richtung. In physikalischer Beziehung insofern als die Humusteilchen, vielfach zwischen den Mineralteilen eingelagert, eine Lockerung des Bodens bewirken, und weil sie seine Wasserkapazität ganz bedeutend erhöhen (S. 37). Die chemische Veränderung beruht auf dem Hinzukommen der eigentlichen Huminsubstanzen. Von diesen wollen wir, da sie für die Mehrzahl der Pflanzen als Nährstoffe nicht in Betracht kommen, an dieser Stelle nur sagen, daß sie wenig genau bekannte Verbindungen der Elemente H, O, N und C sind, die z. T. chemisch sehr indifferent sind, z. T. aber auch den Charakter von Säuren aufweisen. Auf letztere werden wir alsbald zurückkommen. Neben den Huminsubstanzen enthält aber der Humus auch noch die Aschenbestandteile der Pflanzen, aus denen er entstanden ist, und zwar in einer Form, die eine Auswaschung durch Wasser erschwert, ohne die Aufnahme durch die Pflanzen zu beeinträchtigen.

Wir wenden uns damit zu einem Phänomen, das von grosser Wichtigkeit für die Vegetation ist, und das man unter dem Namen „Bodenabsorption" kennt. Man versteht darunter die Fähigkeit des Bodens, manche Stoffe aus einer wässerigen Lösung an sich zu reißen.

Zum Zweck der Demonstration solcher Absorptionsvorgänge kann man z. B. eine Lösung von Indigkarmin, oder eine gelbgefärbte Jauche durch eine Erdschicht von einiger Dicke durchfiltrieren lassen, und man wird finden, daß beide Lösungen farblos ablaufen. Wäre die Absorption auf Farbstoffe beschränkt, so hätte das schwerlich für die Pflanzenwelt eine Bedeutung; es werden aber auch anorganische Salze im Boden festgehalten, so daß die Lösungen solcher, nachdem sie Bodenschichten passiert haben, an Konzentration abgenommen, auch wohl einzelne Bestandteile ganz verloren haben. Gießt man z. B. eine der S. 100 erwähnten Nährlösungen auf den Boden, so werden aus ihr K, Ca, Mg und Phosphorsäure festgehalten, und diesen Stoffen schließt sich das NH_3 sowie das als Pflanzennahrung minder wichtige Na an; die außer der Phosphorsäure in Betracht kommenden Säuren,

die Salpeter- Schwefel- und Salzsäure dagegen werden nicht absorbiert. Jenachdem nun die genannten Metalle aus der Reihe der Alkalien und Erdalkalien als Oxyde oder als Salze in den Boden gelangen, erfolgt die Absorption in verschiedener Weise; wir folgen im wesentlichen Ad. Mayer (1895, II, 1) wenn wir nachstehende Uebersicht über diese Vorgänge geben:

1. Die Nitrate, Sulfate und Choride der genannten Metalle erfahren im Boden eine Umsetzung in dem Sinne, daß das Metall, das sie mitbringen, gegen ein anderes im Boden vorhandenes ausgetauscht wird. Dieses letztere geht also in Lösung, das erstere wird absorbiert. Dabei hat sich gezeigt, daß Kalium stärker als Ammonium absorbiert wird, dieses stärker als Magnesium etc., so daß man sagen kann in der Reihe K, (NH_4), Mg, Na, Ca vermag immer ein weiter vorn stehendes Element ein weiter hinten stehendes aus seiner Bindung zu verdrängen, insbesondere gehen demnach häufig bei Zugabe von Alkalisalzen zum Erdboden Kalksalze in Lösung; doch ist das durchaus keine Regel ohne Ausnahme; im Gegenteil, es kann auch umgekehrt Kalium durch Ammonium und Na verdrängt werden. Dieser Austausch der Basen findet vor allen Dingen statt, wenn im Boden Doppelsilikate vorhanden sind, die neben Tonerde noch eine akzessorische Base enthalten. Letztere ist dann austauschfähig, während das Aluminium dauernd mit der Kieselsäure verbunden bleibt. Aehnlich wie die Doppelsilikate, aber schwächer, wirken auch Humate.

2. Oxyde der Alkalien und Erdalkalien, ebenso deren Oxydhydrate werden in erster Linie durch die Humussäuren absorbiert, wobei dann nicht wie im ersten Fall ein Austausch erfolgt. Aehnlich wie Humussäuren können wieder Doppelsilikate und auch reines Kaolin wirken.

3. Von Säuren wird, wie erwähnt, nur die Phosphorsäure festgehalten und das geschieht, einerlei ob sie als Salz oder in freiem Zustande auftritt, durch kohlensauren Kalk und noch fester durch Eisenoxydhydrat.

Die namentlich von den Agrikulturchemikern außerordentlich häufig diskutierte Frage nach den Ursachen der Absorption, insbesondere die Frage, ob diese mehr auf physikalischem oder mehr auf chemischem Gebiete zu suchen sind, ist für uns ohne Bedeutung; wir konstatieren, daß Absorption nur im Ton-, Kalk- und Humusboden vorkommt, in reinem Quarzsand also z. B. vollkommen fehlt; im übrigen haben wir uns mehr mit den Wirkungen, als mit der Ursache der Absorption zu befassen. Diese bestehen aber darin, daß in einem Verwitterungsboden, der anfänglich arm an Pflanzennährsalzen ist, allmählich eine Anreicherung an solchen stattfinden kann, und vor allem darin, daß die im Boden absorbierten Stoffe durch die Absorption vor dem Ausgewaschenwerden durch den Regen in hohem Maße geschützt sind, aber doch durch die Pflanze aufgenommen werden können. Der Schutz gegen Auswaschung ist allerdings kein absoluter, aber es bedarf nach den Untersuchungen von Peters (1860) doch meist ganz beträchtlicher Wassermengen, um einen absorbierten Körper aus der Erde zu entfernen; so waren z. B. 28000—36600 Teile Wasser zur Lösung von 1 Teil absorbierten Kalis nötig. Schließlich ist noch von höchster Wichtigkeit der Umstand, daß die einzelnen absorbierten Stoffe, wenn sie auch in eine sehr feste Bindung eingehen, doch immer in außerordentlich feiner Verteilung im Erdboden enthalten sind; daß sie in solcher Gestalt

ungleich viel leichter der Pflanze zugänglich sind, wird sich in der Folge ergeben.

Die Pflanze findet also im Boden eine höchst verdünnte Nährlösung vor, und wenn sie aus dieser die für sie wichtigen Salze entnimmt, so müssen dafür andere, bisher absorbiert gewesene, in Lösung gehen. Jedoch darf man nicht glauben, daß sie auf die gelösten Stoffe allein angewiesen sei, vielmehr vermag sie sich auch feste Partikel nutzbar zu machen indem sie diese auflöst. Wenngleich solche Lösungserscheinungen gerade auch bei niederen Pflanzen, z. B. in exquisitem Maßstab bei Flechten beobachtet werden können, so wollen wir uns doch, um nicht zu ausführlich zu werden, auf die Betrachtung der höheren Pflanzen beschränken und bei dieser Gelegenheit einige Eigenschaften des Wurzelsystems, das ja i. a. die Aufnahme der Mineralsubstanzen besorgt, kennen lernen. Da die Wurzel auch der Wasseraufnahme dient, so wurde schon bei der Gelegenheit ihre Ausbreitung im Boden besprochen. Im allgemeinen findet die Wurzel Wasser und Nährsalze an der gleichen Stelle, und es sind wenige Einrichtungen bekannt, die als besondere Anpassungen zur Aufnahme der Nährsalze betrachten werden können. Dahin gehört vor allen Dingen das Verwachsen der Wurzelhaare mit den Bodenpartikelchen, und das ist ein Punkt, auf den wir früher nicht eingegangen sind. Die im Boden erwachsenen Wurzelhaare können nicht die regelmäßige Gestalt haben wie im Wasser entstandene, z. B. die von Hydrocharis; bei ihrem Längenwachstum stoßen sie überall auf Widerstände, die sie nicht überwinden, die sie nur umgehen können. Dabei wird aber das Wurzelhaar unregelmäßig (Fig. 20) und es legt sich den Widerständen, d. h. den kleinen Bodenpartikeln mit seiner verschleimenden Wand so fest an, daß man wohl von einer Verwachsung reden kann. In der Tat bleiben an den Strecken einer Wurzel, die mit Wurzelhaaren bedeckt ist, die Erdteilchen anhaften, wenn die Pflanze aus dem Boden genommen wird, und es heben sich demnach diese Teile deutlich von den weißen Wurzelspitzen ab, die noch keine Wurzelhaare haben und ebenso von den älteren Wurzelpartien, die die Haare schon wieder verloren haben. Die Erde umgibt die Wurzel in Form eines sogen. Höschens (Fig. 21). Die innige Verwachsung mit den Bodenpartikelchen erleichtert nun der Wurzel die Aufnahme derjenigen Substanzen, die durch Aufschließung des Bodens in Lösung gehen. Die Aufschließung aber wird gefördert durch gewisse Ausscheidungen aus den Wurzelhaaren.

Fig. 20. Spitze eines Wurzelhaares mit Bodenteilchen verwachsen. Vergr. 240. Aus „Bonner Lehrbuch."

II I

Fig. 21. Keimpflanze des weißen Senfes. *I* direkt aus der Erde genommen, mit anhaftenden Erdpartikeln. — *II* nach Abwaschen in Wasser. — Nach Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

Schon lange bekannt sind die in der Natur vorkommenden Wurzelabdrücke auf Kalkstein. Sachs (1865, 189) hat sie künstlich nachgeahmt, indem er Tafeln von poliertem Marmor in einen Blumentopf legte, mit weißem Sand überdeckte und dann Pflanzen ihre Wurzeln auf dem Marmor ausbreiten ließ. Nach mehreren Tagen oder Wochen zeigten sich auf der Platte Korrosionsfiguren, die mit dem Wurzelverlauf übereinstimmten; und zwar fand sich der Verlauf der Hauptwurzel und der Nebenwurzeln, soweit sie dem Marmor dicht angelegt waren, bei der Bohne z. B. durch scharfe, etwa $^1/_2$ mm breite, aber nicht tiefe Rinnen eingezeichnet, und daneben war eine duftige, wolkige Rauhigkeit zu bemerken, die von den Wurzelhaaren herrührte. Aehnliche Erfolge erhielt Sachs bei Verwendung von Dolomit, Magnesit und Osteolith; sie beweisen, daß neben kohlensaurem Kalk auch kohlensaures Magnesium und phosphorsaurer Kalk gelöst werden können. Lange Zeit glaubte man, die Wurzel scheide freie organische Säuren aus, und diese verursachten die Korrosion; nach neueren Versuchen ist aber jedenfalls die Kohlensäure in erster Linie an der Lösung von Mineralien beteiligt. Czapek (1896) verwendete bei seinen Versuchen Platten, die in der gleichen Weise wie die Sachsschen Marmorplatten angebracht wurden, die aber künstlich aus Gips und einem Mineral, dessen Löslichkeit untersucht werden sollte, hergestellt waren. Die Mischung beider Substanzen wurde mit destilliertem Wasser zu einem Brei angerührt, und wenn dieser auf einer Glasplatte erstarrte, erhielt man außerordentlich glatte Flächen, die sich zu den Versuchen ebenso gut eigneten wie polierte Platten eines natürlichen Gesteins. Da Czapek festgestellt hat, daß Platten aus kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk korrodiert werden, solche aus Aluminiumphosphat aber nicht angegriffen werden, so darf man schließen, daß eine ganze Reihe von organischen Säuren, nämlich alle diejenigen, in denen Aluminiumphosphat löslich ist, an den Korrosionen nicht beteiligt sind; nach deren Ausschluß kommen dann nur noch Kohlensäure, Essigsäure, Propionsäure und Buttersäure in Betracht. Die Braunfärbung von Kongorot zeigte dann, daß jedenfalls die Kohlensäure in erster Linie zur Erklärung der Korrosionen herbeigezogen werden muß, denn die anderen genannten Säuren bewirken eine Blaufärbung des Kongorot. Daß die Kohlensäure tatsächlich in reicher Menge von allen Pflanzenzellen produziert wird, das soll später noch gezeigt werden. An einem Vorhandensein derselben in genügender Menge konnte auch nie gezweifelt werden. Dagegen hatte man aus dem scharfen Umriß der Korrosionsfiguren geschlossen, sie müßten von einer nichtflüchtigen Säure herrühren; „die Kohlensäure", sagt Sachs, „kann sich frei in den Bodenraum ausbreiten, und daher wäre eher eine Korrosion auch der von der Wurzel entfernten Stellen zu vermuten". Diese Bedenken können indes keinen wirklichen Einwand gegen Czapeks Ansicht bilden, nach der die Kohlensäure allein die Korrosion der genannten Substanzen herbeiführt; denn man muß im Auge behalten, erstens, daß die Kohlensäure nicht als Gas, sondern in Wasser gelöst auftritt, zweitens, daß dieses kohlensäurehaltige Wasser in der Außenmembran der Epidermiszellen der Wurzel imbibiert ist und in nennenswerter Weise gar nicht aus dieser auszutreten braucht; wird so im unmittelbaren Kontakt mit dem Gestein eine Lösung bewirkt, und werden die gelösten Teilchen sofort in das Zell-

innere geführt, dann können mit der Zeit recht ansehnliche Erfolge eintreten.

Wenn wir also in der Kohlensäure die Ursache der Korrosionserscheinungen gewisser Gesteinsarten erblicken, und wenn wir ferner schon früher demselben Körper auch außerhalb der Pflanze eine wichtige Rolle bei der Zersetzung der Gesteine zuschrieben, so soll damit nicht gesagt sein, daß die Wurzel nicht noch andere Substanzen ausscheiden könne, die ihr beim Aufschließen des Bodens behilflich wären. Man hat früher, wie bemerkt, allgemein angenommen, die Wurzel scheide organische Säuren aus und man begründete diese Ansicht mit dem Vorkommen dieser Säuren in den Wurzelzellen sowie mit der manchmal beobachteten Rötung von Lakmuspapier, das der Wurzel angepreßt wurde. Neue Untersuchungen über diese Fragen verdanken wir wiederum Czapek. Er hat die schon früher beobachteten Ausscheidungen von kleinen Tröpfchen an Wurzeln, die im dunstgesättigten Raum wuchsen, bestätigt und hat auch gezeigt, daß sie wie die Tropfenausscheidungen an oberirdischen Hydathoden nur bei vollkommener Turgeszenz der Pflanze auftreten. Ausdrücklich hebt er die neutrale Reaktion dieser Tröpfchen hervor. Andrerseits hat er dann Wurzeln in möglichst geringen Wassermengen oder auf kleinen Stückchen Filtrierpapier wachsen lassen und hat nach einiger Zeit das Wasser oder das Filtrierpapier einer mikrochemischen Analyse unterworfen. Er findet K und Phosphorsäure nicht selten reichlich, Mg und Chloride in geringerer Menge, Ca in Spuren. Die Reaktion dieser Flüssigkeiten ist aber meist sauer, was auf die Gegenwart von Monokaliumphosphat, in anderen Fällen auf saure Salze von Ameisensäure und (nur in einem Falle) von Oxalsäure zurückgeführt wird. Diese Körper sollen von der intakten Wurzelzelle ausgeschieden sein. In methodischer Hinsicht sind diese Versuche jedenfalls noch nicht einwandfrei, denn man kann wohl annehmen, daß in die untersuchte Flüssigkeit auch die Zellsäfte abgestorbener Wurzelhaare und Wurzelhaubenzellen hineindiffundiert sind, und daß bei den Filtrierpapierversuchen beim Abnehmen der Würzelchen eine Verletzung von Wurzelhaaren stattgefunden hat, wodurch in beiden Fällen das Auftreten der genannten Stoffe erklärt wäre, ohne daß diese aus lebenden Zellen ausgeschieden worden wären. Jedenfalls steht die saure Reaktion dieser Säfte im Widerspruch mit Czapeks eigenen Befunden an den Tropfenausscheidungen des lebenden Wurzelhaares.

Uebrigens könnten sehr wohl die aus den absterbenden Wurzelzellen stammenden Säuren eine wichtige Rolle für die Lösung des Bodens spielen, denn diese absterbenden Zellen sind an Zahl gar nicht gering. Ueber die Größe der Wurzelhaubenproduktion haben wir freilich keine genaueren Vorstellungen, besser sind wir über die Wurzelhaare orientiert. Und von diesen ist ja bekannt, daß sie gewöhnlich nur wenige Tage lang am Leben bleiben und dann durch neue, unter der Spitze entstandene abgelöst werden.

Die Mitwirkung irgendwie aus der Pflanze austretender Stoffe wird man wohl immer bei der Lösung des Bodens mit in Betracht ziehen müssen, denn es ist sicher, daß die Pflanze einem Boden viel mehr Nährstoffe entziehen kann, als man mit kohlensäurehaltigem Wasser aus ihm herauszulösen vermag.

So sagt z. B. Liebig (1862 2, 108):

„Eine junge Roggenpflanze in einen fruchtbaren Boden versetzt, „entwickelt darin oftmals einen Busch von 30—40 Halmen, jeden mit „einer Aehre, und liefert den tausend- und mehrfältigen Ertrag von „Körnern, und sie empfängt ihre mineralische Nahrung aus einem „Erdvolum, welches beim andauerndsten Auslaugen mit reinem oder „kohlensäurehaltigen Wasser noch nicht den hundertsten Teil der „Phosphorsäure und Stickstoffmenge, und noch nicht den fünfzigsten „Teil des Kalis und der Kieselsäure abgibt, welche die Pflanze aus „der Erde aufgenommen hat. Wie läßt sich unter solchen Verhält- „nissen annehmen, daß das Wasser ausreichend gewesen wäre, um „durch sein Auflösungsvermögen allein alle die Stoffe übergangsfähig „in die Pflanze zu machen, die wir darin vorfinden?“

Um Anhaltspunkte zu gewinnen, wieviel für die Pflanze zugängliche Nährstoffe ein Boden enthält, wird von den Agrikulturchemikern eine Auslaugung des Bodens nicht mit kohlensäurehaltigem Wasser, sondern mit einer verdünnten (1 Proz.) Citronensäure vorgenommen; denn es hat sich gezeigt, daß die Pflanze tatsächlich soviel Stoffe aufzunehmen vermag, als ob sie schwache Citronensäure ausschiede. Welches die Stoffe sind, die aus der Pflanze ausgeschieden lösend wirken, und ob sie aus lebenden oder toten Zellen stammen, das bleibt noch unentschieden. Die Korrosionen an natürlichen oder künstlichen Platten treten ja nur bei relativ großer Löslichkeit der betreffenden Substanz auf; es kann also eine Wurzel, auch ohne zu sichtbaren Korrosionen zu führen, dennoch beträchtliche Mengen lösen, wenn sie auf große Flächen einwirkt, und das tut die Wurzel in der Natur zweifellos. Auch muß man immer bedenken, daß eine solche Säure eventuell nur bei Gegenwart bestimmter Stoffe, zu denen vielleicht das Aluminiumphosphat nicht gehört, ausgeschieden werden könnte; jedenfalls haben wir in dieser Hinsicht zahlreiche Analoga bei oberirdischen Pflanzenteilchen. — Czapek hat darauf hingewiesen, daß das Monokaliumphosphat auch durch Zersetzungen, die es außerhalb der Pflanze erfährt, wichtig werden kann, z. B. wenn es mit Neutralsalzen starker Säuren in Reaktion tritt und auf die Art zur Entstehung kleiner Mengen von Mineralsäuren führt.

Es wurde eben das rasche Absterben und die fortwährende Neubildung der Wurzelhaare erwähnt, und das ist ein zweiter Punkt, der neben dem Verwachsen der Wurzelhaare mit den Bodenteilchen ganz besonders für die Nährsalzaufnahme aus dem Boden von Wichkeit ist. Unzählige Wurzelhaare entstehen so Tag für Tag an einer größeren Pflanze, dringen in neue Bodenmassen ein, umwachsen die Bodenteilchen und entziehen ihnen die absorbierten Nährsalze oder machen feste Teile löslich. So wird ein immer größerer Umkreis der Pflanze von dieser ausgenutzt. — Für die Aufnahme des Wassers sowie der in ihm gelösten Stoffe wäre wohl die fortdauernde Eroberung neuer Bodenteilchen weniger wichtig, da ja nach jeder Aufnahme von Bodenflüssigkeit an einer bestimmten Stelle sofort wieder eine Bewegung stattfindet, die einen Ausgleich herbeiführt. Eine solche Fernwirkung ist aber bezüglich der festen Stoffe nicht möglich, und deshalb ist für deren Aufnahme Verwachsung und Neubildung von Wurzelhaaren von so besonderer Wichtigkeit. Stellen somit die Wurzelhaare das gewöhnliche Organ der Nährstoffaufnahme vor, so gibt es doch zahlreiche Pflanzen, denen sie normal vollkommen

fehlen.[1]) Dann werden die Nährstoffe entweder durch gewöhnliche Epidermiszellen aufgenommen, oder — und das ist ein sehr häufiger Fall — durch Pilze, die an und in der Wurzel leben (vgl. Vorl. 19). An der normalen Wurzel können auch die jungen Epidermiszellen, die noch keine Haare ausgebildet haben, Nährstoffe aufnehmen (Kny 1898).

Endlich ist hier noch ein dritter Punkt zu besprechen. Es ist von verschiedenen Forschern gezeigt worden, wie die Wurzeln die Aufnahme der Nährstoffe auch dadurch fördern, daß sie sich in einem nährstoffreichen Boden viel stärker verzweigen als in einem nährstoffarmen. Nobbe (1862 u. 1868) erwies dies dadurch, daß er Klee und Mais in einem Boden kultivierte, der durchweg aus derselben Grundsubstanz bestand, von welcher aber Schichten, die unverändert blieben, abwechselten mit anderen, die mit Nährlösung begossen waren. Entsprechende Erfahrungen machte Thiel (zitiert bei Sachs 1865, 178) und neuerdings Höveler (1892) mit Böden, die aus abwechselnden Sand- und Humuslagen bestanden.

Nachdem wir nun berichtet haben, in welcher Form die Pflanze die Nährstoffe im Boden findet, und wie sie mit Hilfe der Wurzeln dieselben aufnimmt, bleibt uns noch zu besprechen übrig, inwieweit Verschiedenheiten in der chemischen Zusammensetzung des Bodens seine Besiedelung mit Pflanzen beeinflussen. Wie die erste Besiedelung eines Felsens und seine Umwandlung in Boden unter dem Einfluß der genügsamsten Pflanzen vor sich geht, das wurde schon mitgeteilt. Auch wurde darauf hingewiesen, daß durch die Humusbildungen, die übrigens nicht nur aus Pflanzen-, sondern auch aus Tierresten hervorgehen, die Fruchtbarkeit des Bodens zunimmt. In der Natur gibt es nun aber Böden, die tatsächlich vegetationsfrei sind, und das kann sehr verschiedene Gründe haben. Die schwere Zersetzbarkeit gewisser Mineralien dürfte an erster Stelle zu nennen sein, und Beispiele für solche liefern etwa die Laven, die nur äußerst langsam von einer Vegetation bedeckt werden. Man vergleiche Treub 1888 über Krakatau, Schimper (1898, 200) über Gunung Gamtur. Daneben mag es wohl, wenn auch selten, vorkommen, daß ein Gestein zwar verwittert, aber die für die Pflanze notwendigen Elemente nicht alle enthält, und andrerseits kann auch ein zu großer Gehalt an Mineralsalzen, z. B. an Kochsalz etc., das Aufkommen der Pflanzen verhindern, oder es kann schließlich an Wasser fehlen. Solche vegetationslose Teile der Erde nennt man Wüsten. Der größere Teil der Erdoberfläche bietet indes den Pflanzen die zum Gedeihen nötigen chemischen Bedingungen in reichlichem Maße und ist deshalb auch mit Vegetation bedeckt, aber diese Pflanzendecke trägt an verschiedenen Orten ein sehr verschiedenes Gepräge. Soweit wir über die Ursachen dieser Verschiedenheit orientiert sind, müssen wir sagen, daß vor allen Dingen das Klima und der Boden maßgebend für die Verteilung der Pflanzen sind. An dieser Stelle interessiert uns natürlich nur der Boden, und wir wollen z. B. auf die lange bekannte Tatsache hinweisen, daß ein salzhaltiger Meeresstrand ebenso seine eigenartige Flora hat, wie im Binnenland der kalkhaltige Boden eine andere Pflanzengenossenschaft zu tragen pflegt als kalkarmer Sand oder Urgestein. Man unterscheidet in der Pflanzen-

[1]) Pflanzen, die im Erdboden Wurzelhaare entwickeln, tun dies in Wasserkultur gewöhnlich nicht.

geographie zwischen Pflanzen, die in hohem Grade an eine bestimmte Bodenbeschaffenheit gebunden sind und solchen, die auf verschiedenen Böden zu gedeihen vermögen; die einen hat man als „bodenstete", die anderen als „bodenvage" Pflanzen bezeichnet.

So gibt es eine ganze Reihe von „Salzpflanzen", die in der Natur vorzugsweise oder ausschließlich auf einem Boden vorkommen, der viel Chlornatrium enthält, also z. B. am Meeresstrand, wo man im allgemeinen einen Kochsalzgehalt von rund 3 Proz. im Boden voraussetzen darf. Soviel wir wissen, spielt aber das Kochsalz in ihrem Stoffwechsel keine andere Rolle, als bei der übrigen Pflanzenwelt, und dementsprechend können sie auch mit Spuren davon, vielleicht auch ganz ohne solches, existieren. Was sie vor anderen Pflanzen voraus haben, ist vor allem ihre Fähigkeit, Mengen von Chlornatrium ertragen zu können, die den Nichtsalzpflanzen direkt verderblich sind. Vermöge dieser Resistenz also halten sie sich an Orten, an denen die anderen Pflanzen ausgeschlossen sind, während sie auf gewöhnlichem Boden meistens der Konkurrenz der letzteren unterliegen. Die Schädigungen der gewöhnlichen Pflanzen durch den Salzboden werden einesteils durch die osmotische Wirkung der konzentrierten Bodenflüssigkeit, also durch erschwerte Wasseraufnahme bewirkt, andrerseits hat aber allem Anschein nach auch das aufgenommene Kochsalz gewisse Nachteile, die noch nicht ganz aufgeklärt sind. Die Salzpflanzen nun begegnen der Erschwerung der Wasseraufnahme damit, daß sie insgesamt haushälterisch mit dem Wasser umgehen, also die Transpiration durch die bekannten Mittel herabsetzen, denen sie dann natürlich auch einen eigenartigen Habitus verdanken. Interessant ist, daß einzelne unter ihnen auch gegen eine zu große Anhäufung von Chlornatrium in den Geweben in der Salzausscheidung durch Hydathoden ein Mittel gefunden haben (vgl. S. 72).

Viel weniger Einsicht haben wir zurzeit in die Ursachen, welche es bewirken, daß manche Pflanzen mit Vorliebe auf kalkreichem, andere auf kalkarmem Boden wachsen. Beide Vorkommnisse stehen offenbar nicht in direkten Beziehungen zu den Bedürfnissen, die diese Pflanzen an dem Element Ca als Nährstoff haben. Denn es ist durchaus nicht wahrscheinlich, daß ein Naturboden so arm an Ca ist, daß nicht alle Pflanzen die Mengen, die sie davon brauchen, ihm entnehmen können. Andrerseits bedürfen offenbar auch die sog. kalkfeindlichen Pflanzen das Ca gerade so notwendig, als die kalkliebenden, und sie nehmen auch tatsächlich aus dem Schiefer oder Urgestein, das sie bewohnen, beträchtliche Mengen davon auf. Die Lösung der Frage wird nun ganz besonders dadurch erschwert, daß sich ein und dieselbe Art nicht an allen Orten gleich verhält. Nur ganz wenige Pflanzen scheinen konstant den Kalkboden zu meiden, so z. B. Sphagnum und einige andere Wassermoose, die Mehrzahl der Desmidiaceen; von Phanerogamen: Sarothamnus scoparius, Castanea vesca, Pinus Pinaster. Gerade für die letztere Pflanze liegen zahlreiche, von Vallot (1883) zusammengefaßte Untersuchungen vor, die zeigen, wie exklusiv sie in der Wahl des Bodens ist. Denn überall, wo ihr Vorkommen in einem Boden behauptet wird, der mehr als beiläufig 3 Proz. Kalk enthält, hat eine genauere Forschung feststellen können, daß lokale Verhältnisse (Oasen von kalkarmem Gestein) ihre Existenz ermöglichen. Von großem Interesse sind auch die Versuche, die Dr. Bonnet (Vallot 1883, S. 202) in Dijon gemacht hat, und die

Magnin (nach Roux 1900, S. 131) in Besançon bestätigen konnte. Dort wollte die Kastanie absolut nicht gedeihen, doch gelang es, sie zu üppigem Wachstum zu bringen, nachdem sie auf die kalkliebende Eiche gepfropft worden war. Es muß demnach die Wurzel der Pflanze durch ein zu viel von Kalk im Boden geschädigt werden, und für die Richtigkeit dieser Annahme würde auch das mehrfach beschriebene Verhalten von Sphagnum sowie der Pflanzen, die in der Natur mit ihm vergesellschaftet zu sein pflegen, z. B. Drosera, sprechen. Nach Begießen mit kalkhaltigem Wasser gehen diese Pflanzen rasch zugrunde;[1]) Lösungen von Kalksalzen wirken wie Gift auf sie. Dabei darf freilich nicht übersehen werden, daß für die niederen Pflanzen, wie Sphagnum, die Möglichkeit vorliegt, daß das Ca, ähnlich wie bei den Algen, nicht zu den unentbehrlichen Nährstoffen gehört, während eine solche Annahme bei höheren Pflanzen weniger wahrscheinlich wäre.

Sollten weitere Untersuchungen eine direkte Giftwirkung des kohlensauren Kalkes bei den höheren Pflanzen nicht bestätigen, so wäre auf eine indirekte Wirkung dieses Körpers hinzuweisen, die aus Untersuchungen von Fliche und Grandeau (1873) zu entnehmen ist. Diese Forscher analysierten die Asche von Bäumen, die auf Normalboden gewachsen waren, und verglichen sie mit der von anderen Exemplaren, die auf einem kalkreichen Boden eine kümmerliche Existenz geführt hatten; da stellte sich heraus, daß auch auf dem Kieselboden 40—45 Proz. der Asche aus Kalk bestand, daß aber auf dem Kalkboden der Kalkgehalt auf 56—75 Proz. gestiegen war, während gleichzeitig die Aufnahme des Kalis wesentlich beeinträchtigt worden war (von 16 bezw. 22 Proz. auf 4 bezw. 6 Proz). Es wäre denkbar, daß die Verminderung der Kalizufuhr einfach dadurch zustande kommt, daß der kohlensaure Kalk die sauren Wurzelausscheidungen rasch neutralisiert und so die aufschließende Wirkung derselben auf die schwer löslichen Gesteine aufhebt. Neben der Verminderung des Kaligehaltes tritt aber auf Kalkboden auch eine Abnahme des Mg- und Fe-gehaltes ein. Namentlich Schimper (1898, 110) sucht deshalb im Eisenmangel die Ursache des schlechten Gedeihens der Kieselpflanzen auf Kalkboden. Für diese Ansicht kann man die Tatsache ins Feld führen, daß die kalkfeindlichen Pflanzen auf Kalkboden chlorotisch werden (Roux 1900), und daß man (nach mündlicher Mitteilung von Prof. Stahl) diese Chlorose durch Begießen mit Eisenlösung heilen kann.

Ein vollkommener Einblick in die Ursachen der Kalkfeindlich-

[1]) Nach Oehlmann (1898) wirkt das Begießen der Sphagnen mit $CaSO_4$ und $Ca(NO_3)_2$ weniger schädlich als die Verwendung von Calciumkarbonat. Für letzteres gibt Oehlmann an, daß eine 0,05proz. Lösung in 22—32 Tagen, eine 0,15proz. Lösung schon in 14—24 Tagen zum Absterben der begossenen Rasen führte. Neuerdings teilt aber Graebner (1901, S. 112) mit, es sei Weber gelungen, Sphagna auf Kreide zu kultivieren. Die Lösung dieses Widerspruches muß weiteren Studien vorbehalten bleiben. Auch die Erfahrungen von Correns (1896) mit Drosera sprechen (vgl. Vorlesung 38) für eine direkt schädigende Wirkung des Kalkes. — Wie wenig zuverlässig aber noch unsere ganze Beurteilung der Kalkfrage ist, das kann man aus den Angaben ersehen, die Arnold Engler neuerdings (1901) über die Verbreitung der Kastanie in der Schweiz gemacht hat. Während man im allgemeinen diesen Baum als exquisit kalkfeindlich bezeichnet, kommt er nach Engler auch in sehr kalkreichen Sandsteinen und Mergeln vor, die einen großen Kaligehalt haben. Engler vermutet, daß ein großes Bedürfnis nach K und nicht die Abwesenheit des Ca die Kastanie gewöhnlich auf Silikatboden führe.

keit mancher Pflanzen fehlt uns also zurzeit noch, und wir sind auf die genannten Vermutungen angewiesen; nicht besser steht es bezüglich der kalkliebenden Pflanzen. Daß diese etwa der Kieselsäure ausweichen, wie man früher wohl glaubte, ist gänzlich ausgeschlossen. Daß sie mehr Kalk ertragen können, als die anderen, das ergibt der Augenschein, was ihnen aber der viele Kalk nützt, das erscheint unverständlich. Es ist das Verdienst Thurmanns auf die physikalischen Verschiedenheiten zwischen Kalk- und Sandböden hingewiesen zu haben, insbesondere die Wasserarmut der ersteren, den Wasserreichtum der letzteren, freilich sehr einseitig, als maßgebend für die Pflanzenverteilung bezeichnet zu haben. Nach Thurmann sind die kalkliebenden Pflanzen Xerophyten, die kalkfeindlichen Hygrophyten, und in der Tat kann man wohl in den verschiedensten Gegenden Beispiele von Pflanzen finden, die gewöhnlich auf Kalk, ausnahmsweise aber auch auf Urgestein vorkommen, wenn dieses sehr trocken ist. So hebt z. B. Thurmann hervor, daß eine ganze Reihe von Kalkpflanzen im Süden Frankreichs auch auf Urgestein vorkommen. Es dürfte das indes nicht nur am Wassergehalt, sondern an den gesamten physikalischen Verhältnissen der Böden liegen, und unter diesen müssen jedenfalls auch die Temperaturverhältnisse besonders berücksichtigt werden. Diese sind in jüngster Zeit von Wollny (1898) eingehend untersucht worden. Es zeigte sich, daß Quarzböden am schnellsten, langsamer Ton-, dann Kalk- und Magnesia-, schließlich am langsamsten die Humusböden dem Gang der Lufttemperatur folgen. Die Kalkböden mäßigen also die Temperaturextreme der Luft, sie sind im Sommer kühler, im Winter wärmer als die Sandböden. — Daß man aber unter Berücksichtigung der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens, doch noch nicht imstande ist, die Verbreitung der Pflanzen vollkommen zu erklären, das hat Nägeli (1865) in einer klassischen Abhandlung ausgeführt, in der er auf zwei neue, bis dahin völlig unbeachtete Gründe für die Verteilung der Pflanzen auf der Erde aufmerksam machte. Er geht aus von einer Tatsache, die oben schon berührt wurde, daß nämlich eine in bestimmter Gegend bodenstete Pflanze in anderer Gegend bodenvag sein kann, oder daß eine Art sich im einen Gebiet kalkscheu, im anderen kalkliebend zeigt. Berühmt ist Nägelis Beobachtung an Achillea atrata und moschata, und wir wollen uns an dieses Beispiel halten. Im Heu-Tal fand Nägeli diese beiden Arten streng bodenstet: atrata auf Kalk, moschata auf Schiefer; „wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer moschata auf und atrata beginnt.“ An anderen Orten aber, an denen nur die eine Art vorkommt, findet diese sich ganz unabhängig von der Unterlage gleichmäßig auf Schiefer und Kalk. Die beiden Pflanzen sind also, solange sie einzeln auftreten, bodenvag, sowie sie miteinander in Konkurrenz treten, werden sie bodenstet; und zwar in dem Sinne, daß sie sich streng nach der chemischen Beschaffenheit des Bodens richten, von dessen physikalischen Verhältnissen aber ganz unabhängig sind, also gleichgut auf feuchten oder trockenen Stellen, auf Humus, im Sand, an Felsen gedeihen. Nur der Einfluß der Konkurrenz, des Kampfes, den insbesondere nahe verwandte Arten um den Boden führen, kann diese gegenseitige Ausschließung der genannten Achilleaarten verständlich machen. Jede Art bleibt nur auf dem Boden erhalten, auf dem sie ihre bessere Existenzbedingungen findet. Worin nun aber die Förde-

rung von A. atrata durch Kalk, die von moschata durch den Schiefer besteht, das zeigt Nägelis Untersuchung nicht. Es mag daher darauf hingewiesen sein, daß diese Förderung auch nur eine ganz minimale zu sein braucht, und doch in der Natur sofort über „Sein oder Nichtsein" der Art entscheiden kann. Auch kennen wir ja Beispiele genug von rasch vordringenden amerikanischen Unkräutern bei uns, von der Vernichtung aboriginer Pflanzen, ja ganzer Floren in kurzer Zeit; auch da wissen wir nicht, was den Eindringlingen die gewaltige Ueberlegenheit über die eingesessene Flora gibt. Es genügt ein Hinweis auf unsere Kulturpflanzen, um uns zu zeigen, daß Organismen, wenn sie der Konkurrenz mit anderen entzogen sind, unter Verhältnissen gedeihen können, die ihnen im wilden Zustand ein Gedeihen nicht gestatten. Also wenn wir auch die Ursachen des Sieges von Achillea atrata im einen Fall, von moschata im anderen nicht kennen, so müssen wir doch mit der Konkurrenz, als mit einem höchst wichtigen Faktor rechnen, wenn wir die Verteilung der Pflanzen auf der Erde begreifen wollen.

Nägeli hat aber außerdem noch auf einen weiteren wichtigen Grund für das ungleiche Vorkommen der Pflanzen hingewiesen, den wir hier nur im Vorbeigehen streifen wollen: eine Pflanze kann in einem Gebiete fehlen, das nach den physikalischen und chemischen Bedingungen des Bodens, nach der Pflanzengenossenschaft, die es beherbergt, sowie schließlich nach den allgemeinen klimatischen Verhältnissen für sie wie geschaffen ist, sie kann fehlen einfach aus dem Grunde, weil bis jetzt noch keine Samen von ihr an den Ort gelangt sind (historische Pflanzengeographie).

Mit diesen skizzenhaften Ausführungen müssen wir uns hier begnügen, weiteres findet man z. B. bei Schimper (1898) und Engler (1879). Eines wenigstens, so hoffen wir, wird aus unseren Erörterungen mit Klarheit hervorgehen, daß nämlich die aufgeworfenen pflanzengeographischen Fragen höchst komplizierte Probleme bieten, die sich nicht mit einem Schlagwort lösen lassen. In der Tat hat die unglückliche Manie, hier stets nur nach einer Ursache, anstatt nach den Ursachen zu suchen, nur dazu beigetragen, die Tatbestände zu verdunkeln. Wenn sich in der Zukunft eingehende Untersuchungen an diese Fragen anknüpfen, so werden sie wahrscheinlich noch mehr Ursachen aufdecken, als die oben besprochenen. Einen Erfolg aber werden sie gewiß nur dann haben, wenn sie mit dem bisherigen summarischen Verfahren brechen und dafür die Verhältnisse im einzelnen viel genauer beachten, sowohl was die Pflanzen, als was den Boden angeht; denn zweifellos wird man da viel mehr individuelle und spezifische Differenzen vorfinden, als man nach den älteren Arbeiten erwarten sollte.

Neben Salz-, Kalk- und Kieselboden wäre schließlich noch der „Humusboden" zu erwähnen, der durch eine eigenartige Pflanzengenossenschaft ausgezeichnet ist. Wir kommen auf ihn an anderer Stelle zurück (Vorl. 19).

Ehe wir aber mit der Betrachtung der Aschenbestandteile ganz abschließen, wollen wir noch einen Blick auf die Kulturpflanzen des Ackers und des Waldes werfen, und damit auf ein weiteres Gebiet hinweisen, in dem die Mineralstoffe des Bodens von größter Wichtigkeit sind. In der Natur tritt, wie schon angedeutet, durch Besiedelung eines Bodens mit Pflanzen eine Bereicherung desselben an Nähr-

stoffen ein, denn jede Pflanze gibt beim Absterben die Stoffe, die sie der Erde entzogen hat, wieder zurück und zwar in einer Form, die anderen Pflanzen leicht die Aufnahme gestattet. Freilich kehrt auch in der Natur nicht jedes Stoffteilchen in dieselbe Scholle zurück, aus der es stammt; der Wind und die Gewässer verschleppen manches Blatt und manchen Zweig, und bei größeren Katastrophen kann auch einmal ein ganzer Baum, ja selbst ein Wald mit all seinem Gehalt an Aschensubstanz, etwa durch eine Lawine weit weg transportiert werden. Sind solche Dislokationen in der Natur Ausnahme, so sind sie in der Landwirtschaft Regel. Denn die fertige Pflanze wird ja geerntet, Früchte, Laub, sogar die Stengel werden oft vom Acker weggeführt; die Wurzeln bleiben eventuell an Ort und Stelle. Wenn nun auch die einzelne Pflanze eine geringe Menge von Asche enthält, so summiert sich das für ein ganzes Feld doch sehr bedeutend und nach einer Angabe von Ebermayer (1882) werden pro Hektar 200—300 Kilogramm Mineralsubstanzen mit der Ernte dem Boden entzogen, und davon dürfte rund die eine Hälfte auf Stickstoff, die andere auf Aschenbestandteile entfallen. Bedenkt man, daß das Jahr für Jahr geschieht, so sieht man leicht ein, daß in kurzer Zeit alle im Boden absorbierten Nährstoffe verschwunden sein müssen und späterhin ein Pflanzenwuchs nur möglich ist, insofern der Boden noch verwitternde Bestandteile enthält. Die Verwitterung aber geht nie so rasch, daß unsere landwirtschaftlichen Kulturpflanzen dabei auf ihren Bedarf an anorganischen Nährstoffen kommen könnten. Durch fortgesetzte Kultur wird also der Boden „erschöpft". Er ist indes damit nicht ein für allemal für die Landwirtschaft verloren, er kann durch verschiedene, aus der Praxis hervorgegangene und theoretisch leicht verständliche Mittel wieder verbessert werden, oder noch besser, es kann durch rechtzeitige Anwendung derselben der Erschöpfung vorgebeugt werden. Da nicht alle Kulturpflanzen den Boden in gleicher Weise aussaugen, die eine z. B. mehr Kali, die andere mehr Kalk beansprucht, so kann man durch Wechselwirtschaft den Boden konservieren. In der Zeit, in welcher z. B. eine kalkbedürftige Pflanze auf dem Acker wächst, kann sich derselbe wieder an Kali bereichern (durch Verwitterung) und so in den Stand gesetzt werden, das nächste Jahr wieder eine Kalipflanze zu ernähren. Da aber manche Substanzen, z. B. die Phosphate, stets nur in geringen Mengen im Boden vorhanden sind und doch von allen Pflanzen reichlich gebraucht werden, so kommt man mit diesem System allein nicht weit. Eine zweite Methode besteht in der Brachwirtschaft: man bebaut den Acker nicht immer mit Kulturpflanzen, sondern man läßt ihn zwischendurch einmal brach liegen, d. h. man läßt auf ihm die von selbst sich einstellenden Unkräuter aufgehen und pflügt diese unter, man vermehrt also den Humusgehalt des Bodens. Bei weitem am wichtigsten ist aber die Zuführung von Nährsalzen auf den Boden, also ein direkter Ersatz des Verlustes. Diese Zuführung wird als „Düngung" bezeichnet und wurde lange, ehe man ihre eigentliche Bedeutung erkannt hatte, praktisch in der Weise ausgeführt, daß man den Mist der Haustiere nebst den Streuabfällen, sowie städtische Abfallstoffe auf den Acker brachte. In diesen Substanzen findet sich ja natürlich ein Teil der vom Acker weggenommenen Mineralstoffe wieder. Daß die günstige Wirkung solcher Düngstoffe aber durch ihren Gehalt an anorganischer Substanz bedingt wird, ist

namentlich von LIEBIG erkannt worden, und damit war dann auch die Einsicht gewonnen, wie man diesen „natürlichen“ durch „künstlichen“ Dünger ersetzen oder ergänzen kann. Die künstlichen Dünger spielen nun in der modernen Landwirtschaft eine ganz fundamentale Rolle. Vor allen Dingen handelt es sich, abgesehen von der Salpetersäure, die später zu besprechen ist, um Zubringung von Kali, Kalk und Phosphorsäure. Hierüber nur einige Worte. Kalk kommt in der Natur so reichlich vor, daß man wohl nie Mangel an ihm für die Landwirtschaft zu befürchten hat; schwieriger war bis vor kurzem die Beschaffung von Kali und Phosphorsäure. Ersteres wird jetzt in reichster Menge aus den Kalisalzwerken von Staßfurt und Leopoldshall in Form von Karnallit, Kainit und Sylvinit zur Verfügung gestellt, und von diesen erscheint der Kainit ($KCl.MgSO_4.3\,H_2O$), weil er außer K auch noch das nützliche Mg als Sulfat enthält, wie geschaffen als Pflanzennährsalz. Als Phosphorsäurequelle ersten Ranges gilt jetzt die sog. Thomasschlacke, ein Material, das bei der Verhüttung phosphorhaltiger Erze entsteht. Freilich ist da die Phosphorsäure als tertiäres Kalksalz [$Ca_3(PO_4)_2$] vorhanden, und dieses ist in Wasser unlöslich. Da man aber das Düngemittel in äußerst fein zermahlenem Zustande, als sog. „Thomasschlackenmehl“ auf den Acker bringt, so vermag die Pflanze demselben vortrefflich die nötige Phosphorsäure zu entnehmen. Mit der Erwähnung des Kainits und des Thomasschlackenmehls sind nun aber die künstlichen Düngemittel der Landwirtschaft keineswegs erschöpft, indes würde eine Besprechung anderer hier zu weit führen; deshalb sei auf die landwirtschaftliche Literatur verwiesen (z. B. AD. MAYER, Agrikulturchemie 1895).

Literatur zu Vorlesung 8.

[illegible] 1896. Bot. Ztg. 54. 21.
[illegible] 1896. Jahrb. wiss. Bot. 29, 321.
[illegible] 1892. Physiol. Chemie d. Pflanzen. Berlin.
[illegible] 1879/82. Versuch einer Entwickelungsgesch. d. Pflanzenwelt. Leipzig.
[illegible] 1901. Berichte Schweiz. bot. Ges. 11. 23; Bot. Cbl. 90, 213.
[illegible] et GRANDEAU 1873. Annales d. chim. et d. physique IV. 2.
[illegible] 1902. Die Heide Norddeutschlands. Leipzig.
[illegible] 1892. Jahrb. wiss. Bot. 24. 244.
[illegible] 1896. Kreislauf des Stoffes. Leipzig.
[illegible] 1895. Berichte D. bot. Ges. 13. 26.
[illegible] 1894. Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur. 7. Aufl. 1892.
[illegible] 1895. Lehrbuch der Agrikulturchemie. 3. Aufl. II. Bodenkunde. Heidelb.
[illegible] 1895. Sitzungsberichte Münchener Akad. Bonn. Mitteilungen 2, 1.
[illegible] 1894. Versuchsstationen 4. 217. 1902 und 56, 24.
[illegible] 1896. Tag. Forstl. d. Spätfrosten betr. Versuche gegen Kälte. Die Freiburg. Schweiz. Braunschweig.
[illegible] 1896. Versuchsstationen 2. 15.
[illegible] 1896. Forstliche Bodenkunde u. Standortslehre. Berlin.
[illegible] 1900. Traité des engrais des jardins etc. a. ed. Montpellier.
[illegible] 1895. Handbuch d. Experimental-Physiologie. Leipzig.
[illegible] 1895. Flora. 80. 171.
[illegible] 1896. Pflanzengeographie auf physiolog. Grundlage. Jena.
[illegible] 1901. Essai de géographie agric. à la chaine du Jura.
[illegible] 1896. Annales Inst. bot. Buitenzorg.
[illegible] 1901. Les plantes calcicoles et la terre végétale. Paris.
[illegible] 1897. Zersetzung d. organischen Stoffe u. d. Humusbildungen. Heidelberg.
[illegible] 1896. Forschungen a. d. Gebiet d. Agrikulturphysik. 19. 152.

Vorlesung 9.

Die Assimilation des Kohlenstoffes bei der autotrophen Pflanze I.

In den Nährlösungen der Wasserkulturen findet ein üppiges Gedeihen der grünen Pflanzen statt, wie ohne weiteres aus der sehr beträchtlichen Zunahme des Trockengewichtes erschlossen werden kann (S. 101). Wenn wir aber die elementare Zusammensetzung der Trockensubstanz einer solchen in Wasserkultur erwachsenen Pflanze betrachten, so finden wir als den quantitativ dominierenden Bestandteil nicht die in der Nährlösung gebotenen Salze, sondern den Kohlenstoff; etwa die Hälfte der Trockensubstanz besteht aus ihm. Bekanntlich ist der Kohlenstoff auch dasjenige Element, das fast in jeder Verbindung vorkommt, die sich im Pflanzenkörper findet, und die große Zahl der Pflanzenstoffe beruht in erster Linie auf der Fähigkeit des Kohlenstoffes, sich mit anderen Elementen in unglaublicher Mannigfaltigkeit zu verbinden. In gewissem Sinne kann man also den Kohlenstoff als den wichtigsten Nährstoff bezeichnen, doch muß man stets bedenken, daß die Mineralsubstanzen der Nährlösung nicht weniger entbehrlich sind als er. — Unter diesen Umständen ist es also höchst auffallend, daß unsere Nährlösung gerade den Kohlenstoff nicht enthält, oder daß wir ihn wenigstens nicht absichtlich zugesetzt haben.

Sehen wir uns nun um, woher die Pflanzen den Kohlenstoff beziehen, so ist in erster Linie hervorzuheben, daß hier nicht die Gleichförmigkeit besteht, die bezüglich der Aschenbestandteile im großen und ganzen festgestellt werden konnte; vielmehr zeigt sich eine weitgehende Differenz zwischen verschiedenen Pflanzentypen, von denen die einen imstande sind, den Kohlenstoff in unorganischer Bindung als Nährstoff zu benutzen, also die Kohlensäure in organische Bindung überführen (assimilieren) können, während die anderen durchaus auf schon gebildete organische Substanz angewiesen sind. Die ersteren nehmen also ihren gesamten Nährstoffbedarf direkt aus der anorganischen Natur und sind deshalb in ihrer Ernährung von anderen Organismen unabhängig — wir nennen sie autotroph; die anderen bezeichnen wir als heterotrophe Organismen; sie sind ohne die Autotrophen in der Natur gar nicht existenzfähig. Aus diesen Bemerkungen geht hervor, welch wichtige Rolle die Autotrophen in der Natur spielen. Schon aus diesem Grunde ist hier ihre Besprechung an erster Stelle geboten.

Den Pflanzen einer typischen Wasserkultur stehen organische Kohlenstoffverbindungen überhaupt nicht zur Verfügung, weil in der Luft solche nicht oder nur in so geringen Mengen enthalten sind, daß sie keine Rolle spielen können, und weil die Nährlösung, in welcher die Wurzel sich entwickelt, aus reinen, anorganischen Salzen besteht. Wenn nun Mais, Buchweizen und viele andere grüne Pflanzen in Wasserkultur ebenso gut gedeihen, wie im Erdboden, so ist damit schon gesagt, daß die im natürlichen Boden enthaltenen organischen Stoffe entweder überhaupt nicht aufgenommen werden oder wenigstens

entbehrlich sind. So gelangen wir durch Ausschluß der übrigen Möglichkeiten zu dem Resultat, daß die Kohlensäure die C-quelle der grünen Pflanzen sein muß. Sie findet sich stets, wenn auch nur in relativ kleinen Mengen, in unserer Atmosphäre, und sie fehlt auch den natürlichen Gewässern nicht. Auch in dem Wasser einer „Nährlösung" wird stets, wenn nicht besondere Maßregeln ergriffen sind, Kohlensäure enthalten sein, und im Boden ist sie sogar gewöhnlich sehr reichlich vorhanden. Es kann also zunächst nicht gesagt werden, ob eine Landpflanze die Kohlensäure aus der Luft durch die Blätter oder aus dem Boden durch die Wurzel aufnimmt. Hier kann nur ein Versuch entscheiden; er zeigt auf das deutlichste, daß die Landpflanzen, wenn ihnen die Kohlensäure der Atmosphäre vorenthalten wird, absolut nicht gedeihen; die eventuell durch die Wurzel aufgenommene Kohlensäure reicht also jedenfalls nicht aus. Andrerseits läßt sich ebenfalls leicht feststellen, daß die submersen Wasserpflanzen ihren ganzen C-bedarf aus der im Wasser gelösten CO_2, die sie mit ihrer ganzen Oberfläche aufnehman, decken können.

Die fundamentalste Tatsache bei der Assimilation des Kohlenstoffes durch die Autotrophen ist nun diese: **die Kohlensäure wird durch die Chlorophyllkörner der lebenden Zelle unter Einwirkung des Sonnenlichtes zerlegt: der Kohlenstoff wird unter Wasseraufnahme zur Bildung von Kohlehydraten verwendet, der Sauerstoff wird frei und tritt aus der Pflanze aus.**

Um dieses höchst wichtige Resultat pflanzenphysiologischer Forschung voll verständlich zu machen, werden wir nun der Reihe nach 1. die Zerlegung der Kohlensäure, 2. die Bedeutung des Chlorophylls, 3. die Notwendigkeit des Sonnenlichtes bei diesem Prozeß und 4. die entstehenden Produkte des näheren betrachten müssen.

Die Zerlegung der Kohlensäure läßt sich am einfachsten durch das Auftreten des Sauerstoffes nachweisen. Eine Methode, die sich in gleich vorzüglicher Weise zur Demonstration in der Vorlesung wie auch zum Gebrauch im Laboratorium eignet, gründet sich auf gewisse Eigentümlichkeiten der Wasserpflanzen. Befestigt man etwa in der Weise, wie Figur 22 es zeigt, einen abgeschnittenen Zweig von Elodea canadensis oder ein submerses Blatt eines Potamogeton an einem Glasstab und setzt diese Objekte unter Wasser der Beleuchtung durch die Sonne oder künstliches Licht aus, so sieht man bald aus der Schnittfläche kleine Luftbläschen austreten, die in regelmäßiger Aufeinanderfolge in die Höhe steigen. Das Zustandekommen dieses Blasenstromes erklärt sich in einfacher Weise. Nehmen wir an, unsere Pflanze habe längere Zeit im Dunkeln verweilt, so enthält sie in den reichlich ausgebildeten Intercellularen neben Sauerstoff und Stickstoff auch eine gewisse Menge von Kohlensäure. Wird diese zerlegt, so muß der auftretende Sauerstoff nach den bekannten Eigenschaften der Gase denselben Raum einnehmen wie zuvor die Kohlensäure; und somit liegt zunächst kein Grund vor, weshalb Luft aus der

Fig. 22. Aus Detmers Pflanzenphys. Praktikum.

Schnittfläche der Pflanze austreten sollte. Dies tritt erst ein, wenn die verschwundene Kohlensäure durch Diffusion von außen her ersetzt ist und damit ein Ueberdruck in den Interzellularen der Pflanze erzeugt wird. Dieser Ueberdruck bleibt aber konstant erhalten, solange außerhalb der Pflanze CO_2 vorhanden ist und im Innern die Zerlegung fortdauert. Trifft man eine Vorrichtung, um die ausströmende Luft aus mehreren, gleichzeitig dem Licht exponierten submersen Zweigen aufzufangen, bringt man z. B. über den Pflanzen einen wassergefüllten Trichter an, so kann man das aufgesammelte Gas leicht näher untersuchen. Daß das Gas sehr sauerstoffreich ist, zeigt schon das Aufflammen eines eingeführten glimmenden Holzspanes; eine genauere Gasanalyse konstatiert denn auch wirklich einen hohen Prozentsatz an Sauerstoff, aber niemals findet man etwa reinen Sauerstoff, stets ist Stickstoff in beträchtlicher Menge beigemischt. Das muß auch so sein; denn wenn durch Zerlegung von Kohlensäure die Interzellularräume der Pflanze sauerstoffreicher geworden sind als das umgebende Wasser, so muß aus diesem Stickstoff in sie hineindiosmieren; außerdem wird jede einzelne Luftblase, während sie durch das Wasser eilt, und schließlich die ganze aufgefangene Gasmenge, solange der Versuch dauert, durch Diffusion eine Bereicherung an Stickstoff erfahren. Man könnte aber zweifellos den Versuch so einrichten, daß reiner Sauerstoff zur Untersuchung gelangt, wenn man den ursprünglich im Wasser enthaltenen Stickstoff entfernt, für Ersatz der gleichzeitig verlorenen Kohlensäure sorgt und ein Eindringen von neuem Stickstoff verhindert. Die Form des ersten Versuches läßt ja manche Einwände zu; es könnte z. B. der Blasenstrom wenigstens anfangs durch die Ausdehnung der Intercellularluft durch Erwärmung, späterhin etwa durch Thermodiffusion zustande kommen. Der Nachweis aber, daß der Blasenstrom durchaus abhängig ist von dem Vorhandensein von Kohlensäure im Wasser, schneidet allen solchen Einwänden die Spitze ab. Ein kleiner Zusatz von $Ca(OH)_2$ zum Wasser, also die Bindung der Kohlensäure (F. Schwarz 1881), oder die Verwendung frisch ausgekochten Wassers genügt, um sofort den Blasenstrom zum Stillstand zu bringen, ohne daß dadurch die Pflanze irgendwie geschädigt würde.

Die geschilderte Methode ist nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ verwendbar, denn die Anzahl der Blasen, die von einem gegebenen Objekt in der Zeiteinheit aufsteigen, gibt ein Maß für die CO_2-zersetzung. Freilich darf man mehrere Objekte nicht ohne weiteres miteinander vergleichen, denn ein stark tätiger Zweig kann ja wenige aber große, ein schwach assimilierender viele aber kleine Blasen liefern. Die Größe der Blasen aber hängt hauptsächlich von der Schnittfläche an der Basis der Versuchspflanze ab, ist also nicht einmal für das einzelne Individuum eine konstante.

Wenn nun auch die „Blasenzählmethode“ wegen ihrer großen Einfachheit vielfach zu quantitativen Versuchen gedient hat, so ist sie doch auf Wasserpflanzen beschränkt. Auch sind die grundlegenden Daten quantitativer Art, wo es sich nicht um relative, sondern um absolute Werte handelt, nicht mit ihr gewonnen worden. Dazu waren eudiometrische Versuche nötig, bei denen es sich im Prinzip stets darum handelte, Pflanzenteile, vor allen Dingen Laubblätter, in einem abgeschlossenen Raum in kohlensäurereicher Luft

dem Licht zu exponieren, und zu untersuchen, wie die Zusammensetzung dieser Luft sich ändert. Die Analysen wurden vielfach nach den von Bunsen entwickelten, zwar sehr exakten (für die vorliegenden Zwecke eigentlich zu exakten), doch etwas umständlichen Methoden ausgeführt, neuerdings aber wurde von Bonnier und Mangin ein mehrfach verbesserter und besonders in seiner neuesten Konstruktion sehr bequemer Apparat angegeben, der es gestattet, derartige Gasanalysen in ganz kurzer Zeit und ohne die lästigen Reduktionen auszuführen (Aubert 1891). Die Ergebnisse der eudiometrischen Versuche lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß das Volumen des Gases während der Assimilation fast unverändert bleibt, weil für jedes verschwindende Volum Kohlensäure ein ungefähr gleich großes Volum Sauerstoff auftritt.

Da mit der Kohlensäureassimilation das Auftreten von Sauerstoff verknüpft ist, so gibt es begreiflicherweise außer den zwei angeführten, noch manche andere Methoden des Assimilationsnachweises. Hat doch Sauerstoff sowohl rein chemisch, wie auch physiologisch, mancherlei Wirkungen, die als Indikator für sein Auftreten benutzt werden können. Auf rein chemische Wirkungen ist in der Literatur schon mehrfach hingewiesen worden. So zeigte Beijerinck (1890), daß reduzierter Indigkarmin durch assimilierende Pflanzen wieder blau wird; Hoppe (1879) brachte eine Elodeapflanze in einem zugeschmolzenen Glasrohr in eine verdünnte Lösung faulenden Blutes; diese zeigt, da durch den Fäulnisprozeß aller Sauerstoff aufgebraucht wird, die charakteristische Reaktion des Hämoglobins; bringt man aber die Röhre ans Sonnenlicht, so verwandelt sich das Hämoglobin in Oxyhämoglobin, das ebenfalls leicht an seinem Spektrum kenntlich ist. Diese Methoden eignen sich gut zur Demonstration; zu Untersuchungszwecken sind sie bisher aber so wenig benutzt worden, wie eine „physiologische" Reaktion, auf die Beijerinck (1901) aufmerksam gemacht hat: er brachte Leuchtbakterien mit grünen Algen zusammen, und fand sie nur dann leuchtend, wenn diese Algen assimilierten, da eben bei Sauerstoffmangel das Leuchten aufhört. Um so häufiger ist aber eine andere physiologische Methode zu ausgedehnten Untersuchungen verwendet worden, nämlich die von W. Engelmann in zahlreichen Abhandlungen begründete und zuletzt 1894 zusammenfassend dargestellte sog. Bakterienmethode. Sie beruht auf der Eigenschaft mancher Bakterien, z. B. des Bacterium Termo, durch kleine Spuren von Sauerstoff zu lebhaften Bewegungen veranlaßt zu werden. Bringt man von einer Reinkultur dieser Bakterie eine Spur auf den Objektträger in Wasser, umgibt das Deckglas zur Abhaltung des atmosphärischen Sauerstoffes mit einem Vaselinering, so bewegen sich die Bakterien anfangs in der Flüssigkeit noch äußerst lebhaft. Allmählich läßt ihre Beweglichkeit immer mehr nach, und, wenn aller im Wasser gelöste Sauerstoff verbraucht ist, kommen sie ganz zur Ruhe. Sind aber einige Luftblasen mit unter dem Deckglas eingeschlossen worden, so bilden diese vermöge ihres Sauerstoffgehaltes Anziehungspunkte; die Bakterien bewegen sich auf sie zu, sammeln sich in ihrer Nähe und fahren daselbst noch lange Zeit mit ihren Bewegungen fort, wenn sie an anderen Stellen schon bewegungslos sind. Die geschilderten Erscheinungen sind — das verdient noch besonders hervorgehoben zu werden — vom Licht ganz unabhängig, sie vollziehen sich in gleicher Weise, wenn der Objektträger beschattet, wie wenn er beleuchtet ist.

Bringt man nun in ein solches Präparat an Stelle von Luftblasen einige Exemplare von einzelligen Algen, so kommen im Dunkeln alle Bakterien bald zur Ruhe; sowie man aber das Präparat beleuchtet, scheiden die Algenzellen Sauerstoff aus, und dieser beeinflußt alle Bakterien, die in einem gewissen Umkreise der Zelle lagern so, daß

Fig. 23. *I* In der Mitte kuglige grüne Alge, gleichmäßig von Bakterien umgeben (im Dunkeln). Vergr. 150. — *II* Dasselbe Präparat nach kurzer Beleuchtung. *III* Spirogyrazelle; an zwei kreisförmigen Stellen beleuchtet; Bakterienansammlung nur am Chlorophyll. Vergr. 250. — Nach Engelmann 1894.

sie sofort auf die Zellen zueilen und sich in ihrer nächsten Umgebung lebhaft herumtummeln (Fig. 23, I, II). Mit dem Aufhören der Beleuchtung zerstreuen sich die Bakterien wieder im Gesichtsfeld und kommen zur Ruhe, während jede erneute Lichtzufuhr abermals die Bewegung und Ansammlung an der Zelle herbeiführt. — Die Methode verdankt die vielfache Benutzung, die sie gefunden hat, vor allem ihrer außerordentlich großen Empfindlichkeit; sie zeigt minimale Spuren von Sauerstoff an. Auch kann man durch Verwendung von anderen Bakterien, z. B. Spirillen, sowie auch von Organismen aus anderen Klassen: Infusorien, Flagellaten, ja sogar Spermatozoen von Seeigeln, die Empfindlichkeit variieren, da manche von ihnen nur auf größere, andere aber auch auf noch kleinere Sauerstoffmengen reagieren, als Bacterium Termo. Andrerseits hat die Methode auch ihre Nachteile; sie muß jedenfalls, wie noch gezeigt werden wird, stets mit Kritik angewandt werden.

Mit Hilfe der angeführten Methoden ist nun also der Nachweis geliefert, daß grüne Pflanzenteile am Licht die Kohlensäure assimilieren, und es gehört diese Tatsache zu den bestfundierten der Pflanzenphysiologie. Daß es wirklich nur die grünen Organe sind, denen diese Fähigkeit zukommt, ist nicht schwer zu beweisen. Jeder Versuch mit einem Pilz oder mit einer Wurzel zeigt ohne weiteres das Ausbleiben der Kohlensäurezersetzung; andrerseits sind die am auffallendsten, am tiefsten grün gefärbten Glieder der Pflanze, die Laubblätter, auch seit langer Zeit als die tätigsten Organe der CO_2-assimilation erkannt. Vielfach freilich hat man CO_2-assimilation auch an anders gefärbten Pflanzenteilen beobachtet; genauere Studien zeigten dann aber stets, daß diese Teile einen grünen Farbstoff enthalten, der nur durch andere Farbstoffe verdeckt ist. Träger der grünen Farbe aber sind die sog. Chloroplasten, besondere Organe der Zelle, die sich ausschließlich durch Teilung fortpflanzen, und die nur

unter gewissen Bedingungen den grünen Farbstoff entwickeln. So kann man die Bildung desselben durch Eisenmangel (vgl. S. 104), aber auch — bei den höheren Pflanzen wenigstens — durch Dunkelheit verhindern; in beiden Fällen wird zwar der „Chloroplast", die plasmatische Grundsubstanz des Farbstoffträgers, gebildet, aber der grüne Farbstoff kommt nicht zur Entwicklung, der Chloroplast ist also farblos oder gelb. Nun hat schon PFEFFER (1881) auf eudiometrischem Wege gezeigt, und ZIMMERMANN hat (1893) es mit der Bakterienmethode bestätigt, daß infolge von Eisenmangel „chlorotisch" gewordene Pflanzenteile die Kohlensäure nicht zerlegen können, und deshalb betrachtet man allgemein den grünen Farbstoff für einen ganz wesentlichen Faktor bei der Assimilation, und dies umsomehr, als man auch an im Dunkeln erwachsenen etiolierten Pflanzenteilen zunächst keine Kohlensäurezerlegung am Licht wahrnimmt. Eine solche muß natürlich nach einiger Zeit unbedingt zur Beobachtung gelangen, da die grüne Farbe am Licht bald gebildet wird.[1])

Daß aber nicht die chlorophyllhaltige Zelle im ganzen, sondern speziell der Chloroplast das Organ der CO_2-zerlegung ist, ergibt sich aus folgenden Beobachtungen. Läßt man auf eine von Bakterien umgebene Spirogyrazelle mit nicht zu steiler Chlorophyllbandschraube zwei kleine Lichtkreise so fallen, daß der eine auf den Chloroplasten, der andere auf das farblose Zellplasma trifft, so sieht man nur im ersteren Lichtfeld eine lebhafte Bakterienansammlung (Fig. 23, III). Auch hat man vielfach beobachtet, daß einzelne Chloroplasten, aus der Zelle isoliert, noch eine Zeitlang fortfahren können, zu assimilieren, während das farblose Plasma der Zelle durchaus untätig bleibt. Die Streitfrage (vgl. KNY 1897, 1898, EWART 1898), ob solche funktionsfähige Chloroplasten noch von einer Plasmahülle umgeben sein müssen oder nicht, interessiert uns hier weniger; es ist ja klar, daß auf die Dauer nur ein vom Plasma umschlossener Chloroplast assimilieren kann, und deshalb ist es schließlich nicht so wichtig zu wissen, wie schnell er außerhalb des Plasmas seine Tätigkeit einstellt. Die Abhängigkeit des Chloroplasten vom Protoplasma dürfte wohl nicht direkt mit der Assimilation zusammenhängen.

Wenn nun also gezeigt worden ist, daß in der Zelle nur der Chloroplast, und dieser nur, wenn er grün ist, assimiliert, dann liegt die Frage nahe, ob etwa der grüne Farbstoff selbst, das Chlorophyll, der Träger der CO_2-zersetzung sei und sie vielleicht auch ohne die plasmatische Grundlage der Chloroplasten durchzuführen vermöge.

Diese Frage veranlaßt uns, vor allen Dingen den physikali-

[1]) Von EWART (1897) liegen aber aus neuerer Zeit Beobachtungen vor, nach denen etiolierte Zellen, wenn sie weder zu jung noch zu alt sind, mit der Bakterienmethode nachweisbaren Sauerstoff am Licht abgeben sollen, noch ehe auch nur die geringste Spur von grünem Farbstoff gebildet ist. Damit wäre eine ältere Angabe von ENGELMANN bestätigt, doch müßten erst erneute Untersuchungen hier Aufklärung schaffen, ob die Deutung, die EWART seinen Beobachtungen gibt, die richtige ist. Zunächst ist einmal darauf hinzuweisen, daß nicht immer, sondern nur manchmal eine schwache Anziehung der Bakterien festgestellt wurde. Sodann ist bekannt, daß diese Bakterien auch auf Zugabe von ganz anderen Stoffen als Sauerstoff (Vorl. 43) Bewegungen ausführen. Und niemand wird behaupten wollen, daß im etiolierten Chlorophyllkorn Stoffumsetzungen unmöglich seien, bei denen auf Bakterien anziehend wirkende Substanzen entständen. Es erscheint also zur Zeit wohl erlaubt, von EWARTS Angaben noch abzusehen und zu sagen, nur die chlorophyllhaltige Zelle vermag Kohlensäure zu assimilieren.

schen und chemischen Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes näher zu treten.

In gewissen Chloroplasten lassen sich grün gefärbte Grana oder Tröpfchen deutlich von der farblosen Grundsubstanz unterscheiden, und durch Alkohol läßt sich der grüne Farbstoff extrahieren. Die so gewonnene Lösung von „Rohchlorophyll" ist in physikalischer Hinsicht durch ihre Fluoreszenz und durch ihr Absorptionsspektrum ausgezeichnet. Im durchfallenden Lichte ist die Lösung schön grün, in auffallendem Licht tiefrot; diese Fluoreszenz tritt aber nur in der Lösung, nicht im Chloroplasten zutage, und man glaubt hieraus schließen zu dürfen, daß der Farbstoff im Chloroplasten in festem Zustand enthalten sei (Reinke 1883). Das Spektrum des Rohchlorophylls ist in Fig. 24 in der obersten Reihe dargestellt; es ist durch sechs

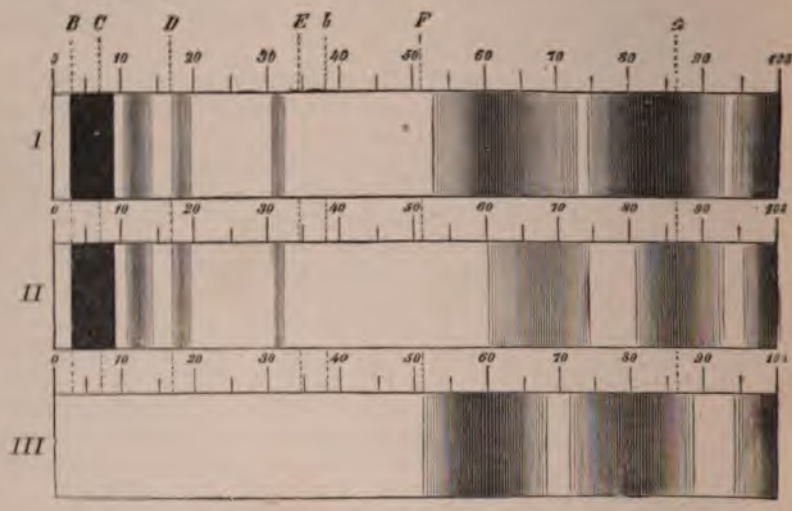


Fig. 24. Absorptionsspektrum des Chlorophylls nach Kraus (1872). *I* Alkoholischer Extrakt grüner Blätter (Rohchlorophyll). — *II* Spektrum der benzinlöslichen blaugrünen Stoffe. — *III* Spektrum der gelben Farbstoffe. — Aus Detmers kleinem Praktikum.

Absorptionsbänder ausgezeichnet, von denen sich drei im stärker brechbaren Teil (jenseits F), die drei anderen im schwächer brechbaren Teil befinden. Die nach der Linie F auftretenden Bänder lassen sich nur in schwachen Lösungen trennen, in starken vereinigen sie sich zu einer Endabsorption. Von den drei anderen ist das erste Band (bei $\lambda = 670—635\ \mu\mu$) bei weitem am intensivsten; das zweite (bei $\lambda = 622—597$) und das dritte (bei $\lambda = 587—565$) sind viel schwächer. Unsere Figur zeigt aber außerdem noch kurz vor der E-linie ein Band, das nicht dem Chlorophyll selbst, sondern einem Zersetzungsprodukt desselben angehört. Auch ein einzelnes Chlorophyllkorn oder ein Blatt gibt ein ganz ähnliches Absorptionsspektrum wie die Lösung, nur sind sämtliche Bänder etwas nach Rot verschoben; daraus darf man schließen, daß der Farbstoff im Chloroplasten in einer dichteren Flüssigkeit gelöst ist oder sich in fester Form befindet.

Das bisher betrachtete Rohchlorophyll ist aber kein einheitlicher Körper. Schon Kraus (1872) gelang es, durch Ausschütteln der alko-

holischen Lösung mit Benzin eine Trennung in einen blaugrünen, in das Benzin übergehenden, und einen gelben, im Alkohol verbleibenden, Farbstoff zu erzielen. Die Spektren dieser Farbstoffe zeigt Fig. 24, *II* u. *III*. Da der gelbe Farbstoff mit der CO_2-assimilation gar nichts zu tun hat, so können wir uns über ihn ganz kurz fassen. Es handelt sich nicht um eine einheitliche Verbindung, sondern um ein Gemisch von mindestens drei Körpern:

1. Chrysophyll. Ein ungesättigter Kohlenwasserstoff von der Formel $C_{26}H_{38}$, der in Kristallen erhalten werden konnte und nahe verwandt oder identisch mit dem im Pflanzenreich weitverbreiteten Carotin ist. Es hat drei Absorptionsbänder jenseits F.

2. Ein Körper, der im stark brechbaren Spektralteil vier Absorptionsbänder aufweist, die mit denen des Chrysophylls nicht identisch sind (Schuncks Xantophyll).

3. Eine weitere Substanz, die gar keine Absorptionsbänder zeigt, sondern nur eine totale Absorption der violetten und ultravioletten Strahlen verursacht.

Auch der in das Benzin übergehende Farbstoff ist kein einheitlicher Körper, er enthält vielmehr noch neben dem echten „Chlorophyll" in freilich sehr geringer Menge eine Beimischung von „Allochlorophyll". Die chemische Erforschung des echten Chlorophylls[1]) hat in den letzten Jahren große Fortschritte gemacht; es hat sich gezeigt, daß das Chlorophyll ein hochkomplizierter Stoff ist, der vielleicht den Lecithinen, vielleicht auch den Eiweißkörpern bezw. den Proteiden anzureihen ist. Es ist namentlich eine Reihe von Abbauprodukten des Chlorophylls bekannt geworden, und von diesen wollen wir hier nur eins nennen, das Phylloporphyrin. Diese in dunkelrot-violetten Kristallen erhaltbare Substanz hat eine weitgehende Aehnlichkeit

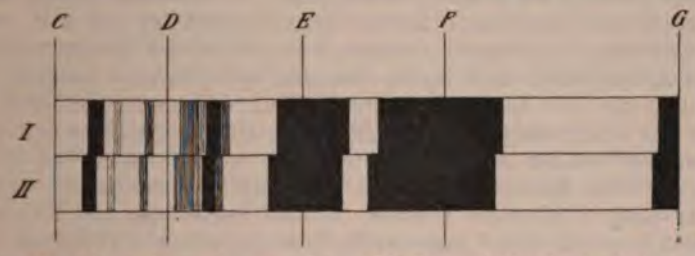


Fig. 25. Absorptionsspektren. *I* von Phylloporphyrin (in Aether). — *II* von Hämatoporphyrin (in Aether). — Nach Marchlewski in Roscoe-Schorlemmers Ausf. Lehrb. der Chemie, 8. Bd., 1901.

mit einem Abbauprodukt des Blutfarbstoffes, dem Hämatoporphyrin. Die Aehnlichkeit zeigt sich schon in den Absorptionsspektren; diese sind identisch, doch sind die Bänder des Hämatoporphyrins etwas nach Rot hin verschoben (Fig. 25). Weiter tritt die Aehnlichkeit in der chemischen Zusammensetzung hervor; Hämatoporphyrin ist $C_{16}H_{18}N_2O_3$, Phylloporphyrin wahrscheinlich $C_{16}H_{18}N_2O$. Beide Stoffe geben außerdem bei trockner Destillation Pyrrol. Trotz dieser Ueber-

[1]) Eine ausführliche Darstellung der Chlorophyllchemie aus der Feder von Marchlewski findet sich in Roscoe-Schorlemmer, Ausf. Lehrbuch d. Chemie, 8. Bd., 1901. Auch auf einen zusammenfassenden Bericht Czapeks (1902) sei verwiesen. An beiden Orten, namentlich bei Marchlewski, finden sich reichliche Literaturangaben.

einstimmung zwischen Chlorophyll und Blutfarbstoff haben beide Stoffe in ihrer physiologischen Funktion gar keine Beziehungen.

Nach dieser Einschaltung über die Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes kehren wir zu der Frage zurück, die wir vor kurzem verließen, ob nämlich der Farbstoff allein oder nur in Verbindung mit dem lebenden Protoplasma des Chloroplasten die CO_2-assimilation besorgt.

In der Tat ist schon öfters die Behauptung aufgestellt worden, der gelöste Chlorophyllfarbstoff vermöge auch außerhalb des lebendigen Substrates aus Kohlensäure Sauerstoff zu entwickeln. Kny (1897) hat aber in überzeugender Weise dargetan, daß dem nicht so ist; denn wenn er chlorophyllhaltige Oeltropfen mit der Bakterienmethode untersuchte, konnte er keine Spur von Sauerstoff nachweisen. Czapek (1902) verfolgte derartige Versuche weiter; es gelang ihm, chlorophyllhaltige Oeltröpfchen in farbloses Protoplasma einzulagern, aber eine Sauerstoffausscheidung war bei diesen künstlich mit Chlorophyll versorgten Zellen nicht nachzuweisen. Es ist also zum richtigen Funktionieren des Apparates die plasmatische Grundlage ebenso notwendig wie der Farbstoff, und beliebige Teile des Zellplasmas können die Tätigkeit des Chloroplastenplasmas nicht ausüben.[1])

Als dritten Punkt haben wir die Wirkung des Sonnenlichtes beim Assimilationsprozeß hervorzuheben. Jede der oben erwähnten Methoden zeigt auf das Unzweideutigste, daß eine Sauerstoffentwicklung nur bei Beleuchtung und nur an der unmittelbar dem Licht exponierten Stelle vor sich geht. Mit der Gasblasenmethode kann man auch in anschaulicher Weise zeigen, wie die Assimilation abnimmt, wenn man mit der Versuchspflanze allmählich vom Fenster nach dem Hintergrund eines Zimmers geht und wie der Prozeß noch bei relativ hohen Lichtintensitäten, die z. B. unserem Auge das Sehen noch gut erlauben, zum Stillstand kommt. Es kann sich an dieser Stelle nur darum handeln, die Tatsache hervorzuheben, daß Licht bei der Kohlensäureassimilation notwendig ist, erst später soll uns die Frage nach Qualität und Quantität des Lichtes des näheren beschäftigen; dann erst soll untersucht werden, was für eine Bedeutung dem Licht bei der CO_2-assimilation zukommt. Dagegen soll hier noch untersucht werden, welche Stoffe aus der Kohlensäure entstehen, es soll die Frage nach dem „ersten Assimilationsprodukt“ diskutiert werden.

Das Ergebnis der gasanalytischen Untersuchung, die Volumgleichheit der verarbeiteten Kohlensäure mit dem auftretenden Sauerstoff, gibt in dieser Beziehung gewisse Anhaltspunkte. Der Volumgleichheit würde z. B. die Zerlegung der Kohlensäure in C und O_2 entsprechen. Allein gegen die Entstehung freien Kohlenstoffes spricht alle Erfahrung; er kommt ja niemals in der Pflanze vor und er kann, wenn er künstlich ihr geboten wird, nicht weiter zu organischer Substanz verarbeitet werden. Alle organische Substanz enthält neben

[1]) Manche Erfahrungen der neuesten Zeit, auf welche wir erst später (Vorl. 17) zu sprechen kommen, machen es nicht unwahrscheinlich, daß bestimmte chemische Verbindungen, die vielleicht vom Leben des Chloroplastenplasmas unabhängig sind, die „Chlorophyllfunktion“ ausüben. Die Versuche von Friedel (1901) und Macchiati (1903), diese Stoffe zu isolieren, können aber nicht für gelungen gelten. (Hertzog 1902.)

dem Kohlenstoff mindestens noch Wasserstoff, und dieser kann nur dem überall in der Pflanze vorhandenen Wasser entstammen. Nehmen wir nun an, es entständen bei der CO_2-assimilation die einfachsten organischen Verbindungen, nämlich Kohlenwasserstoffe, so müßte der gesamte Sauerstoff aus der Kohlensäure und aus dem Wasser entfernt werden; dann müßte aber auch viel mehr Sauerstoff frei werden, als tatsächlich gefunden wird. Zudem haben Versuche von Boussingault (1868) gezeigt, daß Kohlenwasserstoff nicht weiter verarbeitet werden kann. Dagegen stimmt das beobachtete Verhältnis von aufgenommenem Kohlenstoff und ausgeschiedenem Sauerstoff recht gut mit der Bildung von Kohlehydraten. Denn wenn wir z. B. die Bildung von Stärke oder von Glykose in ganz schematischer Weise versinnlichen wollen, bekommen wir folgende Formeln:

$$\underset{\text{Kohlensäure}}{6\,CO_2} + \underset{\text{Wasser}}{6\,H_2O} = \underset{\text{Glykose}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Sauerstoff}}{6\,O_2} \text{ oder}$$

$$6\,CO_2 + 5\,H_2O = \underset{\text{Stärke}}{C_6H_{10}O_5} + 6\,O_2,$$

In beiden Fällen ist das Verhältnis $\frac{O_2}{CO_2} = 1$, wie es die Analysen im großen und ganzen auch zeigen. Die Abweichungen, die von der Zahl 1 gefunden wurden, sind bei manchen Pflanzen in der Tat recht unbeträchtlich, so fanden Bonnier und Mangin (1886) für Epheu 1,08, für die Roßkastanie und Syringe 1,06. Diese Zahlen sagen aus, daß etwas mehr Sauerstoff gebildet wird, als nach obigen Formeln anzunehmen wäre. Dieses Plus von Sauerstoff kann aber bei anderen Pflanzen auch ganz beträchtliche Werte erreichen; so fanden z. B. unsere Autoren das Verhältnis $\frac{O_2}{CO_2}$ bei Ilex zu 1,24. Wir kommen auf diese Fälle bei anderer Gelegenheit zurück und halten uns vorläufig an die an erster Stelle genannten Pflanzen, die uns also die Entstehung von Kohlehydraten nahelegen. Tatsächlich ist denn auch die Entstehung von Kohlehydraten bei der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanze mit größter Sicherheit beobachtet.

Unter den Kohlehydraten, die beim Assimilationsprozeß entstehen, ist die Stärke am längsten bekannt, weil sie am auffälligsten ist und die sichtbarsten Beziehungen zu den Chloroplasten aufweist. Mit Hilfe des Mikroskopes kann man sie oft schon nach ganz kurzer Zeit in den beleuchteten Chlorophyllkörnern nachweisen, wenn man zuvor dafür gesorgt hat, daß diese beim Beginne des Versuches stärkefrei waren; das aber erreicht man, wenn man die Pflanzen einige Zeit im Dunkeln verweilen läßt, wodurch nicht nur eine Neubildung von Stärke verhindert, sondern auch eine Auflösung der vorhandenen erzielt wird. Bringt man z. B. ein stärkefreies Blatt, das dem Stengel noch ansitzt, an einem hellen Sommertag früh morgens an die Sonne, so kann man mit Hilfe von Jodlösung eine von Stunde zu Stunde zunehmende Menge von Stärke in ihm nachweisen; am Abend sind die Chlorophyllkörner derartig mit Stärke vollgepfropft, daß man mit Jodlösung sofort eine schwarze Färbung erhält. Zur Ausführung dieser „Jodprobe" ist es zweckmäßig, das Chlorophyll in heißem Alkohol zu extrahieren, damit es die Farbenreaktion nicht verdeckt, und namentlich zum Nachweis kleiner Stärkemengen empfiehlt es sich, diese zu verkleistern, entweder durch Behandlung mit Chloralhydrat oder mit kochendem

Wasser. Werden nun die Blätter verschiedener Pflanzen nach gleicher Vorbehandlung der Jodprobe unterworfen, so gibt die auftretende Farbennuance ein ungefähres Maß der gebildeten Stärke, und man konstatiert leicht, daß nicht alle gleich viel Stärke produziert haben. A. Meyer (1885) hat eine Liste gegeben, aus der man nicht nur sehen kann, daß Verschiedenheiten in bezug auf die Menge der gebildeten Stärke vorkommen, sondern auch, daß diese vielfach charakteristisch für gewisse Familien sind. Meyer fand

1. sehr viel Stärke bei Solaneen, Papilionaceen.
2. viel Stärke bei Papaveraceen, Crassulaceen, Geraniaceen, Oxalideen, Borragineen, Labiaten, Dioscoreaceen u. v. a.
3. mäßig viel Stärke bei Caryophylleen, Ranunculaceen, Coniferen u. v. a.
4. wenig Stärke bei manchen Lobeliaceen.
5. sehr wenig Stärke bei manchen Gentianeen, Irideen.
6. gar keine Stärke bei Asclepias Cornuti, Allium, Scilla, u. v. a. Liliaceen und Amaryllideen sowie manchen Orchideen.

Nun kann man sich aber leicht davon überzeugen, daß auch da, wo Stärkebildung nicht stattfindet, doch eine lebhafte Sauerstoffentwicklung am Sonnenlicht eintritt, und daß auch hier der Sauerstoff dasselbe Volum einnimmt wie die zerlegte Kohlensäure. Daraus folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß andere Kohlehydrate gebildet werden. Genauere Ueberlegung läßt ferner erkennen, daß auch bei den stärkereichsten Pflanzen die zur Beobachtung kommende Stärke nicht das erste Produkt der CO_2-assimilation sein dürfte. Einmal ist es nämlich schon an und für sich unwahrscheinlich, daß sofort ein fester, kristallisierter Körper entstände, wie es doch die Stärke ist, zweitens findet man auch im günstigsten Fall die Stärke erst eine gewisse Zeit nach dem Beginne der Kohlensäurezerlegung. So fand Kraus (1869) die ersten nachweisbaren Spuren von Stärke bei Spirogyra fünf Minuten nach Beginn der Beleuchtung und in anderen Fällen noch später; mit der Bakterienmethode aber zeigt sich, daß die Zerlegung der Kohlensäure momentan mit der Beleuchtung beginnt. Es müssen also offenbar allgemein zunächst lösliche Assimilationsprodukte gebildet werden und aus diesen entsteht erst sekundär die Stärke. Den exakten Nachweis dieser Tatsache verdanken wir A. Meyer (1885), der durch chemische Analyse gezeigt hat, daß in den stärkefreien Pflanzen bei der Kohlensäureassimilation große Mengen von löslichen Kohlehydraten, sowohl reduzierenden, wie nicht reduzierenden gebildet werden, und daß ferner auch in den stärkereichsten Pflanzen dieselben Stoffe sich vorfinden. A. F. W. Schimper (1885) hat diese Resultate bestätigt und aus ihnen folgenden Schluß gezogen: Der Unterschied in der Stärkebildung bei den verschiedenen Pflanzen liegt nicht etwa in einer verschiedenen Intensität der Assimilation, sondern darin, daß die einen die gelösten Kohlehydrate als solche aufspeichern, während die anderen sie in Stärke verwandeln. In der Tat konnte gezeigt werden, daß viele für gewöhnlich stärkefreie Pflanzen Stärke bilden, wenn der bei der Assimilation entstandene Zucker in genügend starker Konzentration vorhanden ist. Eine solche aber kann auf verschiedenem Wege erzielt werden. Einmal durch Abtrennen der Blätter vom Stengel, also durch Verhinderung der Auswanderung der gebildeten Kohlehydrate, dann durch Verwendung einer kohlensäurereichen Luft, die eine Steigerung der Assimilationsintensität be-

dingt (Musa und Strelitzia [Godlewski 1877] Iris [Schimper 1885]) oder drittens durch Zuführung gewisser Kohlehydrate von außen her; so gelang es z. B. Schimper (1885) die normal stärkefreie Iris germanica auf einer 20-proz. Zuckerlösung zur Stärkebildung zu bringen. Diese Methode war aber schon vorher durch Böhm (1883) und wurde weiterhin von A. Meyer (1886), Laurent (1887) und Klebs (1888) mit vielem Erfolg in der Art verwandt, daß zuvor stärkefrei gemachte Pflanzen im Dunkeln auf Zuckerlösungen zur Stärkebildung gebracht wurden. Die Stärkebildung hat demnach mit der Assimilation der Kohlensäure direkt gar nichts zu tun; sie tritt vielmehr in allen Chromatophoren, ob sie Chlorophyll führen oder nicht, ob sie am Licht oder im Dunkeln weilen, stets dann auf, wenn die löslichen Kohlehydrate in sehr großen Mengen in den Zellen angehäuft werden. Die Konzentration der Zuckerarten, die zur Stärkebildung führt, ist indes bei verschiedenen Pflanzen eine verschieden hohe. Die genannten und andere Autoren zeigten ferner, daß außer Dextrose und Laevulose, die bei sehr vielen Pflanzen eine Stärkebildung hervorbrachten, auch andere Kohlehydrate: (vgl. Czapek 1902) Mannose, Galactose, Saccharose, ja sogar Alkohole, wie Glycerin, Mannit, Erythrit (wenigstens bei gewissen Pflanzen) in gleichem Sinne wirken. Gerade der Umstand, daß Glycerin bei sehr vielen Pflanzen in Stärke umgewandelt werden kann, zeigt uns auf das Deutlichste, daß man aus diesem Erfolg keine Schlüsse rückwärts ziehen kann in dem Sinne, daß alle zur Stärkebildung verwendbaren Stoffe nun auch bei der CO_2-zerlegung entstehen müßten: denn für Glycerin ist noch nie eine Bildung im Assimilationsprozeß wahrscheinlich gemacht worden.

Wir halten also fest, daß lösliche Kohlehydrate die ersten nachweisbaren Produkte sind, wenn der Kohlenstoff der Kohlensäure sich mit Wasser verbindet. Besonders von seiten der Chemiker hat man sich aber an diesem Befund nicht genügen lassen wollen. Gewiß mit Recht wies man auf den komplizierten Bau dieser Stoffe hin und suchte nach einem einfacheren Körper, der sich zuerst gebildet hat. Diesem Bestreben das „erste Assimilationsprodukt" zu finden, verdanken wir mehreren Hypothesen, von denen an dieser Stelle nur diejenige angeführt sein soll, die unter allen Umständen für die Physiologie von Bedeutung geworden ist, weil sie zu einer Reihe von Untersuchungen angeregt hat. Bayer (1870) ging von der Aehnlichkeit aus, die man zwischen dem Blutfarbstoff und dem Chlorophyll gefunden hatte. Da der Blutfarbstoff Kohlenoxyd zu binden vermag, vermutete er beim Chlorophyll die gleiche Eigenschaft. Unter dem Einfluß des Sonnenlichtes sollte sich die Kohlensäure in Kohlenoxyd und Sauerstoff zersetzen; das Kohlenoxyd aber soll mit Wasser zusammentreten und unter abermaligem Sauerstoffaustritt Formaldehyd geben. In Formeln würden diese beiden Vorgänge sich so darstellen:

$$CO_2 = CO + O;\ CO + H_2O = CH_2O + O$$

Aus Formaldehyd läßt sich aber in einfacher Weise ein optisch inactiver reduzierender Zucker von der Formel $C_6H_{12}O_6$, die sog. Formose gewinnen (Buttlerow 1861, Loew 1886; vgl. auch E. Fischer 1894). — Daß diese Zuckerart noch nicht in der Pflanze gefunden ist, scheint uns das geringste Bedenken zu sein, das man der Bayerschen

Hypothese entgegenhält; schwerwiegender ist jedenfalls der Einwand, daß das Kohlenoxyd, wie zuletzt von JUST (1879) gezeigt wurde, für die Pflanze zwar nicht schädlich ist, wie für die höheren Tiere, daß es aber nicht weiter verarbeitet werden kann. Allein dieser Schwierigkeit kann man leicht ausweichen, wenn man annimmt, daß Formaldehyd direkt, ohne CO als Zwischenprodukt, aus der Kohlensäure entsteht. Und die direkte Entstehung ist eigentlich viel plausibler, wenn man nicht, wie wir das bisher taten, vom Kohlensäureanhydrid (CO_2) ausgeht, sondern von der Kohlensäure selbst (H_2CO_3). Dies ist aber in hohem Grade berechtigt, da die Chemiker ohnedies annehmen, die Kohlensäure existiere in wässriger Lösung nur in der Form H_2CO_3; in der Pflanzenzelle findet sich aber die Kohlensäure nie als freies Gas, sondern stets im gelösten Zustand. Die Bildung des Formaldehyds würde dann nach der Formel

$$\underset{\text{Kohlensäure}}{H_2CO_3} = \underset{\text{Aldehyd}}{CH_2O} + O_2$$

verlaufen, bezw. es könnte der Hypothese von ERLENMAYER (1877) konform Ameisensäure als Zwischenprodukt auftreten (vgl. CZAPEK 1902)

$$\underset{\text{Kohlensäure}}{H_2CO_3} = \underset{\text{Ameisensäure}}{CH_2O_2} + O; \quad \underset{\text{Ameisensäure}}{CH_2O_2} = \underset{\text{Aldehyd}}{CH_2O} + O$$

Gegen die Entstehung von Ameisensäure und Formaldehyd als Zwischenprodukten bei der CO_2-assimilation sind von physiologischer Seite mancherlei Bedenken vorgebracht worden; es ist z. B. das regelmäßige Vorkommen dieser Stoffe in assimilierenden Blättern bezweifelt worden, namentlich aber hat man darauf aufmerksam gemacht, daß Formaldehyd ein schweres Gift für die Pflanze sei. In neuerer Zeit will besonders POLLACCI (1900, 1902) das Formaldehyd mit Sicherheit und Konstanz in grünen Blättern nachgewiesen haben, während CURTIUS und REINKE (1897) zwar Aldehyde im grünen Blatt am Licht auftreten und im Dunkeln verschwinden sahen, aber ausdrücklich bemerkten (REINKE 1899), daß es sich da nicht um Formaldehyd, sondern um Stoffe von der Formel $C_5H_2O_2$ handle. Wie auch diese Frage bei ihrer künftigen Entscheidung beantwortet werden mag, uns will es scheinen, als ob das Fehlen eines Stoffes vielmehr dafür sprechen könne, daß er ein Zwischenprodukt bei der Assimilation sei, als sein Vorkommen in reichlicher Menge; denn aller Wahrscheinlichkeit nach werden die Stadien der Zwischenprodukte rasch durchlaufen. Wichtig bei der Beurteilung der vorliegenden Frage ist die Tatsache, daß Formaldehyd die Pflanzen schon in sehr geringer Dosis (1:20000) schwer schädigt. Die Schädigung könnte aber gerade bei rascher Weiterverarbeitung vermieden werden. Am wichtigsten ist jedenfalls, daß es bisher nicht gelang die Chloroplasten durch Zuführung von Formaldehyd zur Stärkebildung zu bringen und das müßte eigentlich doch gehen, wenn die Hypothese richtig ist. Nach BOKORNY (1897) kann freilich Spirogyra — aber nur am Sonnenlicht! — aus formaldehydschwefligsaurem Natrium und aus Methylal Stärke bilden; da beide Substanzen leicht Formaldehyd abgeben, so hält BOKORNY damit die Bildung von Stärke aus Formaldehyd für erwiesen. Selbst wenn seine Ansicht sich exakt begründen ließe, wäre doch die BAYERSche Hypothese nicht direkt bewiesen; man könnte mit gleichem Recht sonst auch das Glycerin

als erstes Assimilationsprodukt ansprechen (Pfeffer Phys. I S. 341), da ja aus Glycerin, und zwar sogar im Dunkeln, Stärke gebildet wird. — Versuche, die Treboux (1903) mit Elodea ausgeführt hat, zeigen, daß diese Pflanze eine Lösung von 0,0005 proz. Formaldehyd gut erträgt, daß sie aber aus ihr weder im Dunkeln noch am Licht Stärke zu bilden vermag.

Die Entscheidung der Frage nach dem ersten Produkt der Kohlenstoffassimilation ist zunächst für die Physiologie ohne größere Bedeutung. Wir beschränken uns also in der Folge auf die tatsächlich gefundenen Assimilationsprodukte, die Kohlehydrate. Dann können wir aber die Einsicht in die stattfindenden Prozesse doch noch erheblich vertiefen, wenn wir von den behandelten qualitativen Untersuchungen zu den quantitativen fortschreiten. Sie nahmen ihren Anfang mit den Forschungen von Julius Sachs (1884), der schon durch Einführung der Jodprobe eine ungefähre quantitative Schätzung der Assimilate ermöglicht hatte. Sein Verfahren war das folgende: er entnahm gut entwickelten Laubblättern besonders großblätteriger, im Freien stehender Pflanzen (Helianthus, Cucurbita, Rheum) am frühen Morgen die eine Längshälfte und schnitt aus dieser, unter Vermeidung von stärkeren Nebenrippen, genau bemessene Flächenstücke von 50—100 qcm, im ganzen etwa 500 qcm heraus, deren Trockengewicht bestimmt wurde. Am Abend wurden von der anderen Längshälfte, die inzwischen an der Pflanze verblieben war und assimiliert hatte, entsprechende Flächen in gleicher Weise behandelt. In allen Fällen ergab sich eine beträchtliche Zunahme des Trockengewichtes, die auf den Quadratmeter und die Stunde reduziert folgende Werte hatte:

Helianthus 0,914 g; Cucurbita 0,680 g; Rheum 0,652 g.

Diese Zahlen geben aber aus zwei Gründen nur einen Bruchteil der wirklich gebildeten Assimilate. Denn einmal ist bekannt, daß alle Pflanzenteile durch die der CO_2-assimilation entgegenwirkende Atmung (Vorl. 16) beträchtliche Verluste an organischer Substanz erleiden, außerdem aber findet auch fortwährend eine Auswanderung gelöster Kohlehydrate (Vorl. 14) in den Stamm statt. Den Atmungsverlust hat Sachs nicht näher kalkuliert, er schätzt ihn pro Quadratmeter während 15 Stunden Assimilationstätigkeit auf etwa 1 g und berücksichtigt ihn weiter nicht; dagegen verdanken wir ihm besondere Versuche zur Schätzung der ausgewanderten Menge. Zu dem Zwecke untersuchte er mit derselben Methode („Blatthälftenmethode") den Gewichtsverlust während der 10 Stunden dauernden nächtlichen Verdunkelung: da am Tage die Temperatur höher ist, so wird jedenfalls mehr als während der Nacht abgeleitet. Wenn also Sachs während der Assimilation keinen größeren Gewichtsverlust annimmt als den nächtlichen, so sind seine Zahlen jedenfalls nicht zu groß. Auch noch in anderer Weise suchte er den durch Ableitung eintretenden Verlust zu bestimmen, indem er abgeschnittene Blätter assimilieren ließ: auch hier ist die gewonnene Zahl sicher zu klein, weil infolge einer Stauung der Assimilate die CO_2-zerlegung gehemmt sein mußte (Vorl. 10). Die folgenden Zahlen haben also nur die Bedeutung von approximativen Minimalwerten für sehr günstige Außenbedingungen.

Helianthus pro Stunde und qm (Methode 1) 1,882 g Trockengewicht gebildet
„ „ „ „ „ („ 2) 1,7 „ „ „
Cucurbita „ „ „ „ („ 1) 1,502 „ „ „

Auf Grund dieser Zahlen berechnet dann Sachs, daß an einem warmen und klaren Sommertag eine kräftige Sonnenblume 36 g, eine Kürbißpflanze sogar 185 g Trockensubstanz bilden kann.

In der Sachsschen Abhandlung ist freilich nicht von der gebildeten „Trockensubstanz", sondern stets von der „Stärke" die Rede, weil man damals noch annahm, daß alle Assimilate in dieser Gestalt deponiert würden. Zehn Jahre später haben Brown und Morris (1893) mit der „Blatthälftenmethode" die Sachsschen Versuche wiederholt und im wesentlichen bestätigt, wenn sie auch kleinere Zahlen bekamen. Sie haben aber auch gezeigt, daß nur ein Bruchteil der Assimilate in Form von Stärke gefunden wird; in einem Fall z. B. ergab sich für Helianthus pro qm in 12 Stunden eine Gewichtszunahme von 8,566 g, außerdem waren 4 g schon weggeleitet; aber von diesen 8,5 g waren nur 1,4 g Stärke, alles übrige Zucker. Ein solches Ergebnis ließ sich nach den mitgeteilten Befunden von A. Meyer, sowie mehreren in der Zwischenzeit erschienenen Arbeiten erwarten, wichtiger sind deshalb die Studien derselben Verfasser über die Natur der auftretenden Zucker, zu denen sie hauptsächlich die Blätter von Tropaeolun benutzten. Im folgenden teilen wir die Ergebnisse einiger ihrer Versuche ausführlich mit, ohne auf die Methode einzugehen, mit denen sie gewonnen sind. Die Zahlenangaben bedeuten Gramme auf 100 g der Blatttrockensubstanz:

	I			II		III		IV	
	a	b	c	a	b	a	b	a	b
Stärke	1,23	3,91	4,5	3,24	4,22	3,69	2,98	5,43	0,91
Rohrzucker	4,65	8,85	3,86	4,94	8,02	9,98	3,49	7,33	3,35
Dextrose	0,97	1,20	0,00	0,81	0,00	0,00	0,58	0,00	1,34
Laevulose	2,99	6,44	0,39	4,78	1,57	1,41	3,46	2,11	3,76
Maltose	1,18	0,69	5,30	1,21	3,62	2,25	1,86	2,71	1,28
Zucker im ganzen	9,69	17,18	9,58	11,74	13,21	13,64	9,39	12,15	9,73

Vers. Ia) Die Blätter sind morgens 5 Uhr analysiert.
b) Die Blätter sind morgens 5 Uhr abgeschnitten worden; untersucht wurden sie nach 12stündiger Assimilation.
c) Die Blätter verblieben an der Pflanze und wurden nach 12stündiger Assimilation untersucht.
Vers. II. Blätter an der Pflanze: a) um 9 Uhr, b) um 4 Uhr analysiert.
Vers. III u. IV. Abgeschnittene Blätter: a) vormittags analysiert, b) 24 Stunden später, nachdem sie inzwischen im Dunkeln verweilt hatten.

Diese Versuche beanspruchen ein hohes Interesse, weil sie wohl die eingehendsten quantitativen sind, die bisher vorliegen, und weil sie weiterer Forschung den Weg weisen; ihre Deutung ist aber keine ganz einfache. Die auftretenden Kohlehydrate lassen sich offenbar in zwei Gruppen von ganz verschiedenem Verhalten bringen:

1. solche, die während der Assimilation am Licht (I und II) beträchtlich an Menge zunehmen, Rohrzucker, Maltose, Stärke (Di- und Polysaccharide),

2. solche, die in der Dunkelheit (III, IV) zunehmen: Dextrose, Laevulose (Monosaccharide).

Dieses Ergebnis erscheint auf den ersten Blick etwas befremdend,

denn man sollte doch erwarten, daß gerade die einfacheren Zucker (Dextrose und Laevulose) bei der Assimilation zuerst auftreten. Zweifellos ist das auch der Fall, aber sie werden sofort weiter verwendet, und deshalb häufen sie sich gar nicht an. Die Verwendung ist mindestens eine dreifache: einmal wandern diese Hexosen in sehr großer Menge aus (man vgl. Ic mit Ib); zweitens werden sie veratmet und drittens geht aus ihnen auch der Rohrzucker und die Stärke hervor. Neben der Bildung der komplizierten Kohlehydrate findet aber stets auch eine Rückbildung der Hexosen aus ihnen statt, und diese überwiegt im Dunkeln (III und IV). Wenn wir also die Dextrose und Laevulose als die ersten Assimilationsprodukte bezeichnen, so sind der Rohrzucker und die Stärke als „Reservestoffe" zu betrachten, die von der assimilierenden Zelle vorübergehend magaziniert werden, weil die Ableitung der Assimilate nicht so schnell vor sich gehen kann, wie die Bildung. — Manche Einzelheiten der Tabellen sind freilich noch unverständlich, doch wollen wir auf sie nicht im Detail hinweisen; möglich, daß hier eine größere Zahl von Untersuchungen Klarheit schaffen könnte. Ueber das Verhältnis der entstehenden Di- und Polysaccharide haben sich Brown und Morris die spezielle Vorstellung gemacht, daß die Stärke aus dem Rohrzucker, die Maltose aber aus der Stärke entstehen solle; diese Vorstellung dürfte kaum zutreffen und läßt außerdem manche Beobachtungstatsache unerklärt.

Die Annahme unserer Autoren, der ganze erworbene Kohlenstoff werde zunächst einmal in Rohrzucker übergeführt, ist also jedenfalls nicht erwiesen; zweifellos tritt gerade dieser Zucker anderwärts stark zurück. Auch liegt die Möglichkeit vor, daß der Kohlenstoff beim Assimilationsprozeß sich alsbald mit Stickstoff verbinde, und daß dann erst durch nachträgliche Spaltung dieser Verbindung die Kohlehydrate entstehen. Schon A. Mayer (1885) hielt die Bildung von Proteinstoffen im Assimilationsprozeß für nicht unwahrscheinlich, wenn er auch keine durchschlagenden Beweise für diese Ansicht beibringen konnte. Ausführlicher hat sich namentlich Saposchnikoff (1895) mit dieser Frage befaßt. Er bestimmte den Anteil, den die Kohlehydrate an der ganzen, während der Assimilation gebildeten Trockensubstanz ausmachen, und fand (1890) ihn in verschiedenen Versuchen zu rund 68 Proz., 87 Proz. und 64 Proz. Daß der entsprechende Fehlbetrag von 32, 13 und 36 Proz. Eiweiß sei, hat er damals schon vermutet und später (bes. 1895) näher zu begründen versucht. Es wurde an abgeschnittenen Blättern die Zunahme von Kohlehydraten und Eiweiß während der Beleuchtung untersucht. Besonders wenn die Blätter in stickstoffhaltige Nährlösungen tauchten, konnte eine lebhafte Eiweißbildung konstatiert werden; auch wirkte eine Verminderung des Lichtes dahin, die Bildung von Kohlehydraten zu schwächen, die von Eiweiß aber relativ zu fördern. Aus diesen und anderen Versuchen Saposchnikoffs geht nun aber nicht das hervor, was er selbst gerne schließen möchte, daß nämlich Eiweiß der „erstgebildete Reservestoff der Kohlenstoffassimilation" ist, vielmehr stehen sie in vollem Einklang mit der Annahme, daß Eiweiß erst sekundär aus Kohlehydraten aufgebaut werde.

Die angeführten Ergebnisse über die Quantität des assimilierten Kohlenstoffes gingen von der Sachsschen Blatthälftenmethode aus oder schlossen sich an sie an. Wenn auch die Fehler bei der Bestimmung

der Blattflächen sehr gering bleiben, so sind doch in der ungleichen Dicke symmetrischer Blattteile Ursachen zu Ungenauigkeiten in Menge gegeben; zudem ist eine Beschränkung auf das einzelne Blatt geboten, weil ein Vergleich von Flächenstücken, die verschiedenen Blättern entnommen sind, erst recht zu Fehlern führen müßte. Darum ist es von Interesse noch eine andere Methode zur Mengenbestimmung der Assimilate anzuführen, die zweifellos die genaueste ist. Wir verdanken sie KREUSSLER (1885—1890). Er stellte fest, wieviel Kohlensäure vom Blatt der Luft entzogen wird, und bestimmte so eine Größe, die von Zufälligkeiten in der Blattstruktur ganz unabhängig ist. KREUSSLER untersuchte abgeschnittene Zweige der Versuchspflanzen in geeigneten Glocken, durch welche eine bekannte Menge Luft von bekanntem Kohlensäuregehalt hindurchfloß. Es wurde untersucht, wieviel von dieser Kohlensäure aus dem Apparat austritt und gleichzeitig berücksichtigt, wieviel Kohlensäure in derselben Zeit durch die Atmung entsteht; so konnte sehr genau ermittelt werden, wieviel CO_2 von der Pflanze absorbiert wird. Da KREUSSLER indes mit relativ kohlensäurereicher Luft arbeitete und die Versuchsobjekte der Beleuchtung durch elektrisches Licht aussetzte, so geben seine Resultate für die normalen Assimilationsbedingungen keine Auskunft über die Quantität der zersetzten Kohlensäure; wir besprechen sie also hier nicht, da sie uns alsbald an anderer Stelle mehr interessieren werden. BROWN (1899) hat dann diese Methoden in modifizierter Weise benutzt. Er arbeitete mit der gewöhnlichen atmosphärischen Luft, deren CO_2-gehalt genau bestimmt wurde; er benutzte ferner Tageslicht und führte in die Glocke nur einzelne Blätter ein, die aber mit der normalen Pflanze in Verbindung blieben und so vor Welkwerden viel leichter zu schützen waren, als das bei abgeschnittenen Blättern jemals möglich wäre. Ueber seine offenbar ausgezeichnet fundierten Versuche liegt erst ein vorläufiger Bericht vor, aus dem immerhin schon einige wichtige Daten zu entnehmen sind. Ein Sonnenblumenblatt von 617,5 qcm Fläche absorbierte in $5^1/_2$ Stunden bei diffusem Licht 139,95 ccm CO_2; das gibt 412 ccm Kohlensäure pro qm und pro Stunde. Da man pro Gramm gebildeten Kohlehydrates im Mittel 784 ccm Kohlensäure rechnen kann, so wären 0,55 gr Kohlehydrat pro qm gebildet, und diese Zahl entspricht ziemlich genau der von BROWN durch Wägung gefundenen; daß sie hinter der von SACHS gefundenen beträchtlich zurückbleibt, erklärt sich durch die geringere Lichtintensität, die zur Verwendung kam.

Wenn in den Versuchen von SACHS der qm Blattfläche der Sonnenblume 1,8 gr Kohlehydrat bildete, so muß er in der Stunde rund 1,5 Liter Kohlensäure aufgenommen haben. Das erscheint auf den ersten Blick unwahrscheinlich im Hinblick sowohl auf den geringen CO_2-gehalt der Luft als auf das Absorptionsvermögen der Pflanze. Die nächste Vorlesung wird sich deshalb ausführlich mit diesen Verhältnissen zu beschäftigen haben.

Literatur zu Vorlesung 9.

AUBERT. 1891. Revue gén. de bot. **3**, 97.
BAYER. 1870. Ber. d. chem. Ges. **1870**, 68.
BEIJERINCK. 1890. Bot. Ztg. **48**, 741.
— 1901. Kon.-Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Proceedings 1901, 45.
BÖHM. 1883. Bot. Ztg. **41**, 33.

Bokorny. 1897. Biol. Cbl. **17**, 1 (hier die ältere Literatur über Stärkebildung aus versch. org. Substanzen).
Bonnier et Mangin. 1886. Annal. sc. nat. Bot. VII, **3**, 1.
Boussingault. 1868. Agronomie **4**, 300.
Brown and Morris. 1893. Journal of the chem. Soc. **63** (Transact.), 604.
Brown. 1899. British Assoc. Dover. Address to the chem. Section.
Butlerow. 1861. Compt. rend. **53**, 145.
Curtius u. Reinke. 1897. Ber. d. bot. Gesellsch. **15**, 201.
Czapek. 1902. Berichte d. bot. Ges. **20**, (44).
Engelmann, W. 1894. Pflügers Archiv **57**, 375.
Erlenmeyer. 1877. Ber. d. chem. Gesellsch. **10**, 634.
Ewart. 1897. Journal Linn. Soc. Botan. **31**, 554.
— 1898. Botan. Centralbl. **75**, 33.
Fischer, E. 1894. Ber. d. chem. Gesellsch. **27**, 3231.
Friedel. 1901. Compt. rend. Paris **132**, 1131.
Godlewski. 1877. Flora **60**, 218.
Hertzog. 1902. Zeitschr. f. phys. Chem. **35**, 459.
Hoppe. 1879. Zeitschr. f. physiol. Chem. **2**, 425.
Jost. 1879. Wollnys Forschungen **5**, 79.
Klebs. 1888. Unters. bot. Instit. Tübingen **2**, 489.
Kny. 1897. Ber. d. bot. Ges. **15**, 388.
— 1898. Botan. Centralbl. **73**, 426.
Kraus. 1869. Jahrb. wiss. Bot. **12**, 288.
— 1872. Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe. Stuttgart.
Kreussler. 1885—90. Landw. Jahrb. **14**, 913; **16**, 161; **16**, 711; **19**, 649.
Laurent. 1887. Bull. Soc. bot. Belg. **26**, 243.
Loew. 1886. Journal f. prakt. Chemie **33**, 321; **34**, 51 (vgl. Bot. Ztg. 1886, **44**, 849).
Macchiati. 1903. Revue gén. bot. **15**, 20).
Meyer. 1885. Bot. Ztg. **43**, 417.
— 1886. Bot. Ztg. **44**, 81.
Pfeffer. 1881. Pflanzenphysiologie, I. Aufl., **1**, 185.
Pollacci. 1900. Atti d. Istit. Bot. Pavia N.S. **6**, 45.
— 1902. Atti d. Istit. Bot. Pavia **8**.
Reinke. 1883. Ber. d. bot. Ges. **1**, 406.
Reinke u. Braunmüller. 1899. Ber. d. bot. Ges. **17**, 7.
Sachs, J. 1884. Arb. bot. Inst. Würzburg **3**, 1.
Saposchnikoff. 1890. Ber. d. bot. Gesellsch. **8**, 233.
— 1895. Bot. Cbl. **63**, 246 (Ref. d. russ. Arb. von 1894).
Schimper, A. F. W. 1885. Bot. Ztg. **43**, 737.
Schwarz, F. 1881. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 97.
Treboux. 1903. Flora **92**, 49.
Zimmermann. 1893. B. z. Morph. u. Phys. **1**, 29.

Vorlesung 10.

Die Assimilation des Kohlenstoffes der autotrophen Pflanze II.

Was wir bis jetzt über die Assimilation des Kohlenstoffes kennen gelernt haben, läßt sich kurz so zusammenfassen: die grüne Pflanze zerlegt die in der Luft — bezw. im Wasser — enthaltene Kohlensäure, spaltet Sauerstoff ab und baut Kohlehydrate auf. Dieser Prozeß kann nur unter Mitwirkung des Sonnenlichtes in den Chlorophyllkörnern stattfinden. Wir wollen in dieser Vorlesung unsere Kennt-

nisse erweitern, indem wir insbesondere noch ins Auge fassen, wie die äußeren Verhältnisse teils direkt, teils indirekt, indem sie die Pflanze beeinflussen, auf die Kohlenstoffassimilation von Einfluß sind. Wir knüpfen unmittelbar an den Schluß der vorigen Vorlesung an und betrachten zunächst den Kohlensäuregehalt der Luft.

Dieser ist schon sehr häufig und sehr genau gemessen worden, und es hat sich herausgestellt, daß er in ganz engen Grenzen schwankt, also nahezu konstant ist, wenn wir nicht den Erdboden sowie die unmittelbar an ihn anschließenden Luftschichten untersuchen. Die letzten Untersuchungen rühren von Brown (1899) her, und dieser fand im Durchschnitt 2,8 Teile CO_2 in 10000 Teilen Luft. Diese Zahl stimmt gut mit den älteren Ergebnissen, z. B. mit denen von Reiset, der 2,9, und denen des Montsouris-Laboratoriums, das 3,0 auf 10000 als Mittelwert zahlreicher Einzelbeobachtungen angibt. Auf die festgestellten Schwankungen des CO_2-gehaltes wollen wir hier nicht eingehen, da sie für das Leben der Pflanzen ohne Bedeutung sind. Es ist schon S. 127 die Frage gestreift worden, ob denn die Kohlensäure der Luft nötig sei für das Gedeihen der grünen Pflanze, und ob diese nicht auch aus dem Vorrat des Bodens die Kohlensäure schöpfen könne. Das wurde verneint, doch dürfte hier der Ort sein, nochmals auf die Versuche zurückzukommen, die den Beweis darür erbracht haben. Es war nämlich von verschiedenen Forschern, am nachdrücklichsten wohl von Unger (1855), behauptet worden, die Kohlensäure der Atmosphäre reiche nicht aus, die im Boden enthaltene müsse mitverwendet werden. Demgegenüber konnte aber Moll (1877) zeigen, daß eine Pflanze, die Kohlensäure nur durch die Wurzel aufnimmt, es niemals zur Bildung von Stärke in den Blättern bringt, also offenbar Mangel an CO_2 leidet. Das ist auch begreiflich, denn der Weg von der Wurzel zum Blatt ist weit, die Leitung kann also nur langsam erfolgen und unterwegs schon wird die Hauptmasse der Kohlensäure von den Chloropyllkörnern der Stengelrinde abgefangen werden.

Wenn aber die CO_2 der Luft die Kohlenstoffquelle der grünen Pflanze ist, so muß man fragen: wie ist es möglich, daß, obwohl die Pflanze fortdauernd auf eine Verminderung der Kohlensäure hinarbeitet, diese doch in einem nahezu konstanten Verhältnis gefunden wird? In der Tat sind die Mengen von Kohlensäure, die die Pflanzenwelt der Luft entzieht, sehr beträchtliche; das zeigt die folgende Ueberlegung. Nach Sachs (1884) nimmt eine Sonnenblume, die ungefähr 1,5 qm Blattfläche hat, im Tag um 36 g an Trockensubstanz zu, und da auf 1 g Trockensubstanz rund 1,5 g CO_2 kommen, so entzieht sie der Luft täglich rund 50 g, im Monat also 1,5 kg Kohlensäure. Nehmen wir, um auch der eventuellen Ungunst der Witterung Rechnung zu tragen, nur 1 kg an und denken wir uns die ganze Landfläche unseres Planeten so mit Sonnenblumen bestellt, daß auf jeden qm eine, also auf den qkm 1 Million kommt, dann würden die auf den 135 Millionen qkm Land der Erde stehenden Sonnenblumen 135 Billionen kg Kohlensäure in einem Monat aufzehren; da nach der üblichen Schätzung 2500 Billion kg CO_2 in der Atmosphäre vorhanden sind, so würden diese für ungefähr 20 Monate ausreichen. Dieses Ergebnis ist vielleicht doch noch übertrieben, denn nach den Berechnungen Ebermeyers (1885) verbraucht ein 1 ha Wald 11000 kg CO_2, also der Quadratkilometer 1,1 Millionen kg CO_2

im Jahr, während wir für die Sonnenblume 1 Million kg für den Monat berechneten. Für den Wert unserer Rechnung ist das indes ziemlich belanglos, denn sie soll ja nur zeigen, daß der Kohlensäurevorrat der Luft ein relativ kleiner ist, der in einigen Monaten oder Jahren durch die Tätigkeit der grünen Pflanzen aufgebraucht sein muß. Da nun aber tatsächlich, seitdem genauere Analysen ausgeführt werden, eine Abnahme desselben nicht beobachtet werden konnte, so müssen auf der Erde Prozesse stattfinden, die eine Kohlensäurebildung in dem Maße zur Folge haben, daß der Verbrauch gedeckt wird.

Auf diese Prozesse, deren Wichtigkeit für die Existenz von Organismen auf der Erde einleuchtet, muß hier wenigstens mit ein paar Worten hingewiesen werden. Wir kennen mehrere Quellen für Kohlensäure. In der anorganischen Natur sind es die Vulkane und die aus dem Erdboden zutage tretenden Quellen, die große Mengen von CO_2 liefern. In der organischen Welt ist die durch die Atmung der gesamten Tierwelt produzierte Kohlensäure bekannt genug. Eine Schätzung ihrer Gesamtmenge ist aber nicht durchzuführen, nur vom Menschen kennen wir einigermaßen die dazu nötigen Zahlen; aus ihnen folgt (Pfeffer, Physiol. 1, 279), daß die Menschheit täglich 1200 Millionen, also im Jahr 0,438 Billionen kg CO_2 liefert, d. h. also etwa den 6000. Teil des Gesamtvorrates der Luft. Der Mensch trägt dann ferner durch das Verbrennen von Holz und Kohle etc. zur Bereicherung der Luft an CO_2 bei; nach Noll (1894, 166) senden die Kruppschen Werke allein täglich $2^1/_2$ Millionen kg Kohlenstoff als CO_2 in die Atmosphäre. Dazu kommt dann noch die Atmungstätigkeit der Pflanzenwelt. Wenn wir auch nicht imstande sind Produktion und Verbrauch der Kohlensäure auf unserem Planeten rechnerisch zu verfolgen, so begreifen wir doch die Möglichkeit der tatsächlich gefundenen Bilanz. Ferner sehen wir leicht ein, wie besonders durch die fortdauernden Luftströmungen eine gleichmäßige Verteilung der CO_2 in der Atmosphäre herbeigeführt werden muß, so daß man überall rund 0,03 Proz. findet.

Nicht so gleichmäßig ist dieser wichtige Stoff in den Gewässern verteilt. Es ist ja bekannt, daß die Absorption eines Gases im Wasser von seinem Partiärdruck und von der Temperatur abhängt. Jenachdem nun das Wasser die Kohlensäure aus der Atmosphäre oder aus der Bodenluft absorbiert, wird es recht verschiedene Quantitäten davon aufnehmen können; und der Einfluß der Temperatur ist bei der Kohlensäure so stark, daß bei 0° doppelt so viel absorbiert wird als bei 20° C. Neben der gelösten steht dann übrigens vielfach der Pflanze auch chemisch gebundene Kohlensäure im Wasser zur Verfügung. Auch im Wasser sorgen die Strömungen für raschen Ausgleich etwa vorhandener Differenzen im CO_2-gehalt.

Die Erfahrung lehrt, daß die in der Natur gegebene starke Verdünnung der Kohlensäure die Pflanzen an einer energischen Assimilation und dementsprechend gutem Gedeihen nicht verhindert. Versuche aber haben gezeigt, daß mit der Zunahme der Kohlensäure in der Luft auch die Menge der Assimilate zuzunehmen pflegt. Es wurde schon oben darauf aufmerksam gemacht, daß es Pflanzen gibt, die zwar nicht in gewöhnlicher Atmosphäre, wohl aber in CO_2-reicherer Luft Stärke bilden können; das Auftreten von Stärke bei ihnen ist aber die Folge einer Vermehrung des gebildeten Zuckers. — Wir verdanken Godlewski (1873) und Kreussler (1885) ausführliche Versuche über

diese Fragen. Setzt man den normalen CO_2-gehalt der Luft = 1 und die bei ihm sich vollziehende Assimilation = 100, so ist nach KREUSSLER:

bei einem CO_2-gehalt von	1	2	3,5	7	17	35	220	440
die Assimilation =	100	127	185	196	209	237	230	266?

Man sieht also, die Assimilation steigert sich anfangs recht beträchtlich und erreicht beim 35fachen des Normalgehaltes an CO_2 (= ca. 1 Proz.) ein Optimum. Deutlicher als in KREUSSLERS Zahlen, deren letzte ja zweifelhaft ist, tritt bei GODLEWSKI (1873) wenigstens häufig ein dem Optimum folgender Abfall hervor; es liegt aber bei GODLEWSKI das Optimum viel höher als bei KREUSSLER:

Glyceria spectabilis (Vers. 15)		Nerium (Vers. 24)	
CO_2-gehalt der Luft	CO_2 zersetzt	CO_2-gehalt der Luft	CO_2 zersetzt
3,1 %	2,10	3,6 %	4,31
7,0 „	4,73	13,2 „	3,62
10,4 „	5,75	18,5 „	3,23
13,9 „	2,27	28,2 „	2,42

Daß höhere Konzentrationen der Kohlensäure die Assimilation ungünstig beeinflussen, ist nicht besonders merkwürdig, da alle Lebensprozesse durch Kohlensäure gehemmt werden (LOPRIORE 1895).

Wir wenden uns nun zu der anderen Frage, die am Ende des vorigen Kapitels aufgeworfen wurde: wie gelangt die Kohlensäure in das Blatt, bzw. in die assimilierenden Zellen? Die äußeren Verhältnisse bringen es mit sich, daß sich in dieser Hinsicht die submersen Wasserpflanzen wesentlich anders verhalten als die Landpflanzen. Bei den ersteren muß die Kohlensäure im Wasser gelöst die Epidermiszellen durchwandern und kann dann entweder ebenfalls in gelöster Form von der Epidermis zu den übrigen Geweben gelangen, oder sie kann als freies Gas in die Interzellularen übertreten und sich in diesen weiter bewegen. Die Kutikula der Wasserpflanzen wird dem Durchtritt der gelösten CO_2 so wenig Schwierigkeiten machen wie dem Lösungsmittel, dem Wasser. Ganz anders gestaltet sich die Sache für die Kutikula der Landpflanze, speziell die Kutikula der Laubblätter. Kohlensäuregas kann durch diese hindurchdiffundieren, obwohl sie für Wasser ganz impermeabel ist; Kohlensäure kann ja auch durch eine Oelschicht diffundieren, die Wasser nicht durchtreten läßt. Allein bei dem geringen Partiärdruck, den die Kohlensäure in der Atmosphäre aufzuweisen pflegt, sind die Mengen von ihr, die durch die Kutikula eindringen, ganz außerordentlich geringe. Steht also der Kohlensäure keine andere Eingangspforte als die Kutikula in das Laubblatt offen, so tritt unter gewöhnlichen Umständen keine Assimilation ein. Dagegen konnten BOUSSINGAULT (1868) und BLACKMANN (1895) in sehr kohlensäurehaltiger Luft Stärkebildung auch in solchen Blättern konstatieren, die sich nur durch die Kutikula die dazu nötige CO_2 verschafft hatten.

Daraus folgt, daß in der Natur alle höher organisierten Blätter auf andere Weise mit Kohlensäure versorgt werden müssen. Die Spaltöffnungen bilden die Eingangsöffnungen für die Kohlensäure. Wenn sie durch diese in die Interzellularräume gelangt ist, so kann sie von da aus in jede einzelne Zelle diosmieren, nachdem sie sich zunächst in dem Imbibitionswasser der Zellwände gelöst hat. Von der Zahl, Verteilung und Oeffnungsweite der Spaltöffnungen hängt es also ab, ob und wie stark Kohlenstoffassimilation stattfinden kann.

In sehr anschaulicher Weise haben das Stahl (1894) und Meissner (1894) gezeigt: An Blättern, die nur auf der Unterseite Spaltöffnungen tragen, genügt ein Ueberzug von Wachs-Vaseline (der bei niedriger Temperatur ohne Schädigung der Pflanze aufgetragen werden kann), um jede Stärkebildung zu verhindern. Bringt man dann auf der Oberseite eines so behandelten Blattes gewissermaßen künstliche Spaltöffnungen an, macht man Einstiche mit einer Nadel, Einschnitte mit dem Messer, oder entfernt man gar die Kutikula (bezw. die ganze Epidermis) auf eine Strecke weit, so tritt überall in der Nähe der künstlichen Eintrittspforten der Kohlensäure Stärkebildung ein. Daß sie lokal beschränkt bleibt, ist leicht begreiflich, da ja die der Oeffnung zunächst liegenden Zellen sofort den geringen Kohlensäurevorrat der Luft erschöpfen. Auch in den vor kurzem erwähnten Versuchen Molls (1877) zeigte sich stets die Stärkebildung auf die Stellen der Blätter beschränkt, die direkt Kohlensäure aufnehmen konnten, und deshalb ist ja auch die mit dem Wasser aus dem Boden aufgenommene CO_2 für die Blätter ohne Bedeutung.

Die Interzellularen, als deren Ausführgänge die Spaltöffnungen betrachtet werden können, sind jedenfalls von großer Bedeutung für das Vordringen der Kohlensäure zu der einzelnen chlorophyllhaltigen Zelle. Jede derselben grenzt irgendwo direkt an einen Interzellularraum an und steht durch diesen mit der äußeren Atmosphäre in Verbindung. Die Bewegung der Kohlensäure in den Interzellularen erfolgt jedenfalls in erster Linie auf dem Wege der Diffusion; am Eingang des Blattes, an der Spaltöffnung herrscht der Partialdruck der Kohlensäure in der Luft; an den assimilierenden Zellen wird die Kohlensäure stets vollkommen absorbiert, es herrscht also hier der Druck Null; somit ist das für Diffusion nötige Gefälle dauernd gegeben. Daß neben Diffusion auch molare Bewegungen der Interzellularluft mit dazu beitragen, die Kohlensäureversorgung des Mesophylls zu beschleunigen, kann kaum bezweifelt werden. Ungleiche Erwärmung, ferner Biegungen der Pflanze durch den Wind und Hand in Hand damit Deformationen der Interzellulargänge müssen zu solchen Luftströmungen führen.

Betrachten wir nun zunächst einmal die Stomata im Zustand weitester Oeffnung, und fragen wir, wie ist es möglich, daß durch so winzige Poren die so spärlich vorhandene Kohlensäure in so großen Mengen in das Blatt eindringen kann, daß Helianthus pro Stunde und pro Quadratmeter 1,8 g Kohlehydrat bilden kann? Wir verdanken erst den neuesten Untersuchungen von Brown und Escombe (1900) vollen Aufschluß über diese Frage. Diese Autoren gingen von rein physikalischen Versuchen aus: sie ließen die Kohlensäure der Luft durch eine enge Oeffnung in einer dünnen Wand in ein Gefäß diffundieren, auf dessen Grund sich eine Lösung von Kalilauge befand. Sie fanden, daß die diffundierenden Mengen nicht von der Querschnittfläche der Oeffnung, sondern von der Größe ihres linearen Durchmessers abhängen. Wenn durch eine Oeffnung von 4 mm Durchmesser in der Zeiteinheit z. B. die Kohlensäuremenge 2 durchgelassen wird, so geht in derselben Zeit durch eine Oeffnung von 2 mm Durchmesser die Menge 1 durch; die Kohlensäuremengen verhalten sich wie 2:1, die Querschnittsflächen der Oeffnungen dagegen wie 4:1. Mit der Abnahme der Oeffnung muß demnach die Diffusionsgeschwindigkeit zunehmen. Wenn

sich nun, bei Vorhandensein zahlreicher Oeffnungen in der Scheidewand, die Wirkungen dieser einfach addieren, dann müssen Fälle denkbar sein, in denen die Diffusion durch eine durchlöcherte Scheidewand sich gerade so vollzieht, wie wenn gar keine Scheidewand da wäre. Brown findet, daß dies eintritt, wenn die einzelnen Oeffnungen soweit auseinanderliegen, daß sie sich gegenseitig in ihrer Wirkung nicht beeinflussen; dies ist der Fall, wenn ihr Abstand wenigstens gleich ihrem 10fachen Durchmesser ist. Wendet man die Ergebnisse dieser physikalischen Versuche auf das Einströmen von Kohlensäure in die Blätter an, so ist zunächst zu berücksichtigen, daß die Oeffnungen der Stomata keine Kreis- sondern Ellipsenform besitzen. Wollte man nun direkt den Durchmesser, und zwar den langen dieser Ellipsen, als die Größe betrachten, von der die Diffusion abhängt, so würde damit ja schon gesagt sein, daß die Weite der Oeffnung gar keine Rolle spiele, und das stände in schroffem Gegensatz zu den Beobachtungstatsachen, die wir noch kennen lernen. Nach den Auseinandersetzungen Stefans verhält sich denn auch die Sache ganz anders; eine elliptische Oeffnung leistet für die Diffusion dasselbe wie eine kreisförmige von gleicher Größe; jede nicht-kreisförmige Oeffnung muß also erst auf eine flächengleiche kreisförmige umgerechnet werden, und der Durchmesser der letzteren ist dann erst die bei der Diffusion zur Geltung kommende Größe. So finden Brown und Escombe die wirksame Oeffnung zwischen den Schließzellen des Helianthusblattes zu 0,0000908 qmm, und das entspricht einer Kreisfläche von 0,0107 mm Durchmesser. Die Entfernung der einzelnen Spaltöffnungen voneinander ist ungefähr gleich ihrem achtfachen Durchmesser; sie stören sich also gegenseitig etwas, aber doch nur wenig. Nimmt man weiter an, die Absorption der Kohlensäure durch das Mesophyll sei eine vollkommene, so können nach der Zahl der Stomata 2,095 ccm pro qcm und pro Stunde absorbiert werden. Tatsächlich absorbiert aber das Blatt, zur Bildung von in maximo 1,8 g Kohlehydrat pro qm, nur 0,134 ccm pro qcm, also nur etwa 6 Proz. der theoretisch möglichen Menge. Das muß damit zusammenhängen, daß die Kohlensäure nur langsam absorbiert wird, — sie muß ja erst noch die Zellwand durchwandern — so daß also die Partiärpressung in geringer Entfernung unter den Spalten noch weit vom Endwert Null entfernt ist, während sie im physikalischen Experiment diesen Wert rasch erreicht. „Die Struktur des typischen Laubblattes“ — so sagt Brown — „ist ein wunderbares Beispiel der Anpassung an die Gesetze der Physik und demonstriert in auffallender Weise die Eigenschaften einer mehrfach durchlöcherten Scheidewand, die mit ihren kleinen, in Abständen ihres 6—8fachen Durchmessers stehenden Poren, obwohl diese nur 1—3 Proz. der Oberfläche ausmachen, dennoch einen vollkommen freien Gasaustausch gestattet.“

Die Spaltöffnungen sind aber nicht immer in maximaler Weite geöffnet, vielmehr ändert sich die Größe der Oeffnung, wie wir bei Gelegenheit der Transpiration feststellen konnten, je nach den äußeren Umständen sehr. Wie dort, so wollen wir uns auch hier auf die Betrachtung der zwei wichtigsten Faktoren, des Lichtes und der Luftfeuchtigkeit, beschränken. Wenn starke Beleuchtung die Spaltöffnungen zu maximaler Oeffnung bringt, so müssen wir darin eine Einrichtung erkennen, die für die Kohlenstoffassimilation von fundamentalster Wichtigkeit ist. Denn mit steigender Lichtintensität

nimmt die Assimilationsgröße (vgl. S. 152) zu, vorausgesetzt, daß genügend Kohlensäure zur Verfügung steht. Die Luftfeuchtigkeit wirkt, wie gezeigt wurde, in dem Sinne, daß ihre Vermehrung eine Oeffnung, ihre Verminderung ein Schließen der Spaltöffnungen bedingt. Die exponierte Lage der Schließzellen bringt es nun mit sich, daß vielfach, schon lange bevor ein sichtbares Welken am Blatte stattgefunden hat, ein vollkommener Spaltenverschluß eingetreten ist. Dieser ist für die Erhaltung des Lebens der Pflanze unentbehrlich, da sonst ein Vertrocknen erfolgen müßte; er ist also eine Schutzvorrichtung gegen zu starke Transpiration, ist aber für den Prozeß der Kohlenstoffassimilation schädlich. In vielen Versuchen ist festgestellt worden, wie sehr die Größe der Assimilation vom Wassergehalt der Blätter abhängt und namentlich Kreussler (1885) zeigte, daß abgeschnittene Zweige bei kräftiger Insolation schnell in der Assimilation nachlassen. Sind gar die Blätter wirklich welk (Nagamatz 1887), so hört die Assimilation ganz auf. Hieran ist nur der Spaltenschluß, der Mangel an Kohlensäure schuld, und man darf nicht etwa glauben, ein gewisser osmotischer Druck im Zellinnern sei Bedingung für die Assimilation. Denn in Pflanzen, die die Kohlensäure durch die Zellwände aufnehmen (Moose und Flechten) wird durch Wasserverlust die Assimilation nicht so herabgesetzt wie bei den Laubblättern (Bastit 1891, 522; Jumelle 1892, 166), und bei Algen kann Fortdauer der Assimilation sogar nach Eintritt der Plasmolyse konstatiert werden (Klebs 1888). Damit soll aber keineswegs gesagt sein, daß der Wassergehalt der Zelle als solcher für die Assimilation gleichgültig sei; es haben im Gegenteil die Versuche Jumelles auch bei Flechten eine deutliche Abhängigkeit der Assimilation vom Wassergehalt ergeben.

So haben wir in den Spaltöffnungen eine Einrichtung der Pflanze kennen gelernt, die von großer Wichtigkeit für die Assimilation ist, und die in ihrer Funktion vielfach von äußeren Momenten abhängt. Ihre Abhängigkeit von der Außenwelt wird noch dadurch vergrößert, daß diese auch die Entwicklung der Spaltöffnungen beeinflußt. Es sei hier nur erwähnt, daß in der Dunkelheit die Spaltöffnungen ganz unvollkommen ausgebildet werden. Aehnlich verhält es sich mit dem Chlorophyll; seine Entstehung und seine spätere Funktion ist in hohem Grade von äußeren Umständen abhängig. Bekannt ist ja die Tatsache, daß nur bei Algen (Schimper 1885) und keimenden Coniferen (Burgerstein 1900) das Chlorophyll im dunkeln auftreten kann, während alle höheren Pflanzen im dunkeln in den Chromatophoren nur die gelben Farbstoffe ausbilden, die keine Wirkung auf die Kohlensäure auszuüben vermögen. Auch wird das Chlorophyll im dunkeln bald langsam, bald schnell zersetzt, es ist also in seiner Entstehung wie in seinem Bestand im allgemeinen vom Licht abhängig. Uebrigens genügt die kurze Einwirkung einer schwachen Lichtquelle, um die Ergrünung der Chloroplasten auch bei nachherigem Aufenthalt im dunkeln herbeizuführen; ferner bedarf es keiner bestimmten Wellenlänge des Lichtes, vielmehr wird durch alle sichtbaren Strahlen, wenn auch mit verschiedener Geschwindigkeit, Ergrünen herbeigeführt (Reinke 1893). Zur Ausbildung des Chlorophylls ist auch eine nicht zu niedrige Temperatur erforderlich, denn zwischen 0° und 5° C tritt am Licht nur eine Vermehrung des schon vorhandenen gelben Farbstoffes ein (Elfving 1880), und auch die Coniferenkeimlinge ergrünen

im dunkeln im allgemeinen nur bei Temperaturen, die oberhalb 9° liegen.

Aber selbst wenn die Chlorophyllkörner normal ausgebildet sind, so können sie doch unter Umständen, die auf manche andere Funktionen der Zelle von geringerem Einfluß sind, und die jedenfalls immer erst nach längerer Einwirkung das Leben beeinträchtigen, die Assimilation einstellen. So kann man (Ewart 1896) die Chloroplasten durch extreme Temperaturen, durch konzentrierte Kohlensäure, durch Anästhetica und Antipyretica, Säuren und Alkalien, aber auch durch eine verlängerte Insolation und durch Anhäufung von Assimilationsprodukten in der Zelle in einen Zustand von Inaktivität versetzen. Dabei geht z. B. die Atmung der Zelle ruhig weiter, die Chloroplasten sehen auch unverändert aus und gewinnen, einige Zeit nachdem normale Zustände eingetreten sind, ihre Assimilationsfähigkeit wieder. Der Umstand, daß der Chlorophyll*farbstoff* bei diesen Eingriffen unverändert bleibt, zeigt, daß die plasmatische Grundlage der Chloroplasten alteriert worden ist. Es müssen eben beide Teile des Chloroplasten zusammenwirken, wenn derselbe normal funktionieren soll (vgl. S. 134). — Eine temporäre Inaktivierung der Chloroplasten kann auch unbeabsichtigt bei Assimilationsversuchen eintreten; sehr leicht kann sie z. B. an abgeschnittenen Blättern durch Anhäufung von Assimilaten zustande kommen. Es können also Versuche mit abgeschnittenen Blättern kein genaues Maß für die Menge der im normalen Blatt entstehenden Kohlehydrate geben (vgl. S. 139).

Wir haben jetzt einige äußere Faktoren besprochen, die dadurch, daß sie gewisse Organe der Pflanze, die Spaltöffnungen und das Chlorophyll, in ihrer Ausbildung oder in ihrer Funktion beeinflussen, auch für den Assimilationsprozeß von Wichtigkeit sind. Wir knüpfen an sie die Besprechung äußerer Faktoren, soweit sie die Assimilation *direkt* beeinflussen; selbstverständlich ist aber zwischen diesen direkten und den indirekten Beeinflussungen dieses Prozesses durch die Außenwelt keine strenge Grenze zu ziehen. Ein und derselbe Faktor kann indirekt und direkt wirken. In der Tat kann ja z. B. die *Kohlensäure* in stärkerer Konzentration das Chlorophyll inaktivieren und so, anstatt einer aus physikalischen Gründen zu erwartenden Steigerung, eine Verminderung der Assimilation herbeiführen. Da der Einfluß der Kohlensäure, insbesondere ihrer Konzentration auf die Assimilation schon besprochen ist, so haben wir an dieser Stelle nur noch hervorzuheben, daß die Kohlensäure durch keine andere Verbindung ersetzt werden kann, auch nicht durch das Kohlenoxyd.

An die Kohlensäure reihen wir den *Sauerstoff* an. Es gibt eine ganze Anzahl von Tatsachen, die beweisen, daß zum Beginn der Assimilation nachweisbare Spuren von Sauerstoff nicht vorhanden zu sein brauchen; das ist um so merkwürdiger, als so ziemlich alle Lebensprozesse der grünen Pflanze von der Gegenwart des Sauerstoffes abhängen. In dem oben (S. 129) angeführten Assimilationsversuch in faulendem Hämoglobin fehlt aber zuverlässig freier Sauerstoff, und doch beginnt die CO_2-zerlegung in einem solchen Medium; mit ihrem Einsetzen hört dann freilich das Experiment schon auf, da ja damit die Entstehung von Sauerstoff gegeben ist. Durch Studien von Ewart (1897) haben wir indes die Fähigkeit gewisser Pflanzenpigmente kennen gelernt, Sauerstoff locker zu binden, und es liegt der Gedanke

nahe, daß diese Eigenschaft weiter verbreitet sei, als man gewöhnlich annimmt, daß also auch in Versuchen wie dem angeführten zwar kein freier, wohl aber locker gebundener Sauerstoff der Pflanze zur Verfügung steht. Jedenfalls hört mit der Zeit die Fähigkeit der Pflanze auf, ohne O mit der Assimilation zu beginnen; es wäre also zu entscheiden, ob dieser Moment dann eintritt, wenn der locker gebundene Sauerstoff verbraucht ist, oder wenn die Chlorophyllkörner inaktiviert werden.

Die Wärme, die so tiefeingreifende Wirkungen auf das Pflanzenleben ausübt, beeinflußt auch den Assimilationsprozeß in hohem Maße. Die Feststellung der quantitativen Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur ist indes keine ganz leichte, weil ja neben der Bildung von Assimilationsprodukten immer deren Zerlegung durch die Atmung einhergeht, und weil diese in anderer Weise von der Temperatur abhängig ist als jene. Die exaktesten Versuche auf diesem Gebiet sind die von Kreussler (1890). Sie zeigen zunächst ein allmähliches Anschwellen der Assimilationsgröße mit dem Steigen der Temperatur; etwa zwischen 25 und 40° C stellt sich dann die maximale Assimilation ein, auf die bei höherer Temperatur wieder ein Fallen folgt. Da nun oberhalb 45° C die Assimilation bald ganz aufhört, andrerseits die Atmung bis über 50° C mit dem Wachsen der Temperatur zunimmt, so muß es einen Temperaturgrad geben, bei dem Atmung und Assimilation sich gerade aufheben. Die folgende Tabelle stellt die diesbezüglichen Resultate Kreusslers (1890) zusammen:

	Ricinus					Prunus Laurocerasus				
Temperatur:	25°	40°	45°	50°	60°	25°	40°	45°	50°	60°
a) mg CO_2 in einer Stde. im dunkeln durch Atmung gebildet: . . .	8,5	15,0	14,8	16,4	0,75	7,7	19,9	21,7	21,3	2,5
b) mg CO_2 in einer Stde. am Licht verschwunden:	35,9	29,0	16,1	— 29,9	—	20,9	41,7	3,1	— 33,7	—
c) a + b = mg CO_2 in einer Stde. am Licht assimiliert:	44,4	44,0	30,9	— 13,5	—	28,6	61,6	24,8	— 12,4	—

Betrachten wir Zeile c, so zeigt sich für Ricinus die Assimilationsenergie ist bei 40° noch ebenso groß, als bei 25°; bei 45° hat sie schon deutlich abgenommen, und bald darauf muß sie den Wert Null erreicht haben. Für Prunus ist sie bei 40° höher als bei 25°; sie fällt aber rapid und wird ebenfalls bald oberhalb 45° Null erreichen; in beiden Fällen wird jedenfalls bei 50° am Licht nur Kohlensäure gebildet.

Die Zeile b gibt den Nutzeffekt des am Lichte stattfindenden Gaswechsels an: Ricinus hat trotz gleichbleibender Assimilation bei 40° einen geringeren Gewinn an Kohlenstoff als bei 25°, Prunus verhält sich umgekehrt; bei 45° ist namentlich bei Prunus der C-gewinn nur noch ein sehr minimaler, und oberhalb davon hört er natürlich ganz auf, bzw. tritt ein Verlust an seine Stelle.

Auch die untere Temperaturgrenze hat Kreussler (1888) untersucht. Er fand an Rubusblättern bei — 2,4° C zwar schwache, aber doch ausgesprochene Assimilation. Das gleiche Ergebnis fand Jumelle (1892) für andere Pflanzen bei ganz niederen Temperaturen (— 30 bis — 40° C). Nach Ewart (1896) muß aber eine derartige Temperatur bald zur Inaktivierung der Chloroplasten führen.

Wenn wir die Bedeutung des Lichtes zuletzt hier besprechen,

so geschieht das nicht, weil dieselbe eine geringe wäre; sie ist im Gegenteil von ganz besonderem Interesse und kann am besten erörtert werden, wenn die anderen maßgebenden Faktoren schon besprochen sind. Die Tatsache, daß die Assimilation in engstem Zusammenhang mit dem Licht steht, ist außerordentlich leicht festzustellen; an jedem Elodeasproß läßt sie sich demonstrieren (vgl. S. 134). Die Gasblasenausscheidung, die am hellen Fenster mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich geht, nimmt sichtlich ab, wenn man die Pflanze der Rückwand eines Zimmers nähert, und sie hört ganz auf bei einer Beleuchtung, die von unserem Auge durchaus noch nicht als „Dunkelheit" empfunden wird. Diese schon früher angeführten Tatsachen sind aber strenge genommen nicht voll beweisend. Denn es geht ja, wie wir gesehen haben, in jeder grünen Zelle neben der CO_2-zerlegung eine CO_2-bildung durch die Atmung einher. Der Prozeß der Atmung ist aber von der Beleuchtung so gut wie unabhängig, er dauert also bei Lichtverminderung mit gleicher Intensität fort, wie am direkten Sonnenlicht. So muß also eine Lichtintensität existieren, bei der die Assimilation nur soviel CO_2 zerstört, als die Atmung liefert, und dann treten keine Gasblasen mehr aus Elodea aus, dann weist auch die besonders empfindliche Bakterienmethode i. a. keine Assimilation mehr nach — nur durch quantitative chemische Methoden ist ihre Existenz dann noch sicherzustellen, wenn man die Atmungsgröße des betreffenden Pflanzenteils kennt. Bei noch weitergehender Lichtverminderung verrät sich schließlich die Assimilation nur noch durch eine Verminderung der Atmungsgröße, und erst wenn von einer solchen nichts mehr wahrzunehmen ist, hat sie ganz aufgehört.

Genauere Zahlenangaben über das Minimum der Lichtintensität, das noch CO_2-zerlegung herbeiführt, liegen nicht vor, auch ist zu erwarten, daß die einzelnen Arten in diesem Punkt Differenzen aufweisen. Es ist ja eine nur zu gut bekannte Tatsache, daß die meisten Pflanzen im Zimmer nicht gedeihen wollen, und das liegt meistens an den mangelhaften Beleuchtungsverhältnissen unserer Wohnräume. Wenn nun einzelne Pflanzen, wie Clivia, Aspidistra, doch im Zimmer gedeihen, so könnte man daraus schließen wollen, sie hätten ein niedrigeres Beleuchtungsminimum als andere Pflanzen; erwiesen ist das weder für sie, noch für andere Schattenpflanzen, aber ein Grund ganz anderer Art für ihre Resistenz ist bekannt: sie haben eine geringe Atmung, also weniger Verlust an organischer Substanz und dementsprechend ein geringeres Bedürfnis an Neubildung derselben.

Auch im übrigen sind wir über den Gang der Abhängigkeit der Assimilationsgröße von der Lichtintensität nicht sehr genau orientiert. In einem Punkte stimmen zwar alle Untersuchungen überein: die Assimilation des Kohlenstoffs wächst ungefähr proportional der Lichtstärke; ob das aber auch noch bei höherer Lichtintensität gilt, ist fraglich. Reinke (1883) hat im Sonnenlicht dieselbe Assimilationsgröße gefunden, wenn es direkt auf die Pflanze fiel und wenn es durch Linsen auf die 60fache Intensität gebracht war. Aber wie Pfeffer hervorhob (Physiol. Aufl. 1, I. 209), wäre es wohl denkbar, daß eine weitere Steigerung der Assimilation bei Lichtzunahme wegen Mangel an Kohlensäure unmöglich wird. Die Kohlensäure wäre also für die gewöhnlichen Verhältnisse in genügender Menge vorhanden, um das Sonnenlicht ganz auszunützen, mit dessen künstlicher Steigerung geriete sie aber „ins Minimum". Demnach könnten wohl erneute Untersuch-

ungen für die Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität eine Kurve ergeben, die ähnlich aussehen würde wie so viele physiologische Kurven, die also nach Erreichung ihrer Scheitelhöhe mit weiterer Zunahme des Lichtes wieder fällt. Bis jetzt ist ein solches Fallen der Kurve von Reinke nur bei ganz hohen Lichtintensitäten konstatiert, die durch Schädigung des Chloroplasten dessen Funktion herabdrücken.

Das Sonnenlicht ist bekanntlich aus Strahlen verschiedener Brechbarkeit, verschiedener Wellenlänge, verschiedener Farbe zusammengesetzt, und dementsprechend hat man schon vor langer Zeit gefragt, ob sie alle in gleicher Weise wirksam sind, oder nicht. Ueber diese Frage hat sich eine große Literatur entwickelt, deren Resultate indes nicht ganz im Verhältnis zu der aufgewandten Arbeit stehen, weil viele Schwierigkeiten da zu überwinden waren — genauer gesagt, noch zu überwinden sind, denn zu einem definitiven Abschluß sind die Fragen auch heute noch nicht gekommen. Die ersten Versuche rühren von Daubeny (1836) her, der die Pflanzen hinter farbigen Gläsern wachsen ließ; diese Methode ist auch heute noch für Demonstrationszwecke sehr brauchbar, aber für exakte Untersuchungen durchaus zu verwerfen, denn das Licht, das man so erhält, ist kein monochromatisches. Auch wenn man mit farbigen Lösungen operiert, gelangt man nicht viel weiter, denn wenn die filtrierten Strahlen wirklich monochromatisch sein sollen (Landolt 1894), so sind sie notwendigerweise auch sehr lichtschwach und deshalb für physiologische Zwecke schlecht zu brauchen. Darum sind bei allen exakten neueren Arbeiten die gefärbten Medien nur nebenher verwendet worden, während man den Hauptwert auf die Herstellung eines spektral zerlegten Lichtes legte. Draper (1843) hat sich das Verdienst erworben, das Sonnenspektrum zum erstenmal zu diesem Zweck verwendet zu haben; Pfeffer (1872), Reinke (1884), Engelmann (1884) und Timiriasef (1885) u. a. bedienten sich später dieser Methode. Auch sie ist indes nicht immer ohne weiteres als eine exakte zu bezeichnen, denn einmal bringt es die Art der Herstellung des Spektrums mit sich, daß die stärker gebrochenen Lichtstrahlen viel weiter auseinandergelegt werden, so daß eine Fläche gleicher Größe schon aus dem Grunde in verschiedenen Spektralregionen ungleich wirksam sein muß; andrerseits ist vielfach auch zur Erhöhung der Lichtintensität die Spalte des Apparates so sehr erweitert worden, daß das Spektrum nicht mehr für rein gelten konnte. Der erste Fehler ließe sich durch Erzeugung von Normalspektren mit Hilfe eines Gitters vermeiden; solche Versuche liegen bis jetzt noch nicht vor, doch hat Reinke (1884) einen Apparat konstruiert, der auch ohne Gitterspektrum zu vergleichbaren Beobachtungen führt. Das Prinzip dieses „Spektrophors“ (Fig. 26) ist folgendes:

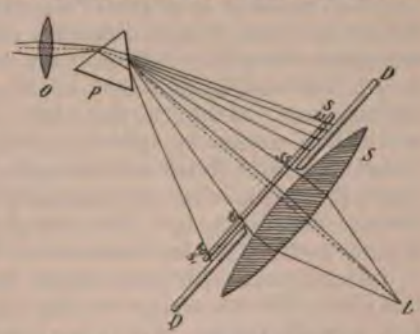


Fig. 26. Diagramm des Spektrophors. Nach Reinke. Bot. Ztg. 1884, Taf. I, Fig. 2. *O* Projizierende Linse, *P* Prisma, *S*, *S* Skala von $\lambda = 40$ bis $\lambda = 75$, *D* Diaphragma zum Abblenden der auszuschließenden Strahlen, *S* Sammellinse, *L* Stellung der Versuchspflanze.

Das durch eine Sammellinse O konvergent gemachte Licht des Heliostaten geht durch das Prisma P und wird dort zerlegt; das Spektrum fällt auf einen Schirm (SS_1). Durch zwei Bretter DD_1 können dann beliebige Stücke aus dem Spektrum abgeblendet werden, der Rest desselben wird mit Hilfe einer Linse (S) zu einem objektiven Sonnenbild vereinigt, in das die untersuchte Pflanze kommt. Dieses Bild bleibt ein für allemal an der gleichen Stelle, gleichgültig wieviel und was vom Spektrum abgeblendet ist. Wenn nun bei SS_1 eine Skala angebracht wird, so kann man (durch Beobachtung der Fraunhoferschen Linien) an ihr die Wellenlänge markieren und hat es nun in der Hand, genau gleiche Spektralteile miteinander zu vergleichen, indem man z. B. in einem ersten Versuch Licht von der Wellenlänge $\lambda = 700—640$, im zweiten von 640—580, im dritten von 580—520 $\mu\mu$ verwendet.[1])

Im einzelnen läßt dann die Verwendung des Spektrums noch mehrere Modifikationen zu: man kann im makroskopischen Spektrum mit der Gasblasenmethode arbeiten, oder eudiometrische Untersuchungen ausführen, oder die gebildete Stärke schätzen, man kann aber auch ein mikroskopisches Spektrum auf den Objektträger werfen und dort eine Alge mit der Bakterienmethode untersuchen. Unter Umständen, bei Gegenwart vieler Bakterien, gibt deren größere Ansammlung in bestimmten Spektralregionen schon einen Fingerzeig, wo die maximale Wirkung vorliegt; zu genaueren quantitativen Werten gelangt man, wenn ein und dasselbe Objekt nacheinander in verschiedenfarbigem Licht untersucht wird, und jedesmal durch Verkleinerung der Spalte des Spektralapparates die geringste Lichtintensität festgestellt wird, bei der eben noch Bewegung der Bakterien zu beobachten ist. Das wirksamste Licht wird natürlich bei der engsten Spalte noch zur Assimilation führen und umgekehrt.

Uebereinstimmung herrscht nun in bezug auf folgende Punkte in allen Untersuchungen:

1. Nur Licht von einer Wellenlänge zwischen 770 $\mu\mu$ und 390 $\mu\mu$ wirkt bei den grünen Pflanzen assimilatorisch; es sind das zufällig ungefähr dieselben Strahlen, die unser Auge wahrnimmt.

2. Der assimilatorische Effekt der verschiedenen Strahlen ist ungleich; aber nicht in der Art, daß bestimmte Wellenlängen ausschließlich wirksam, andere, daneben liegende, ganz unwirksam sind. Trägt man die Wellenlängen auf die Abszisse auf und errichtet der Assimilationsleistung entsprechende Ordinaten, so erhält man eine Kurve, die indes mit der von Langley entworfenen Energiekurve des Sonnenlichtes durchaus nicht übereinstimmt.

Dagegen ist bis jetzt keine vollkommene Einigung über die Gestalt der Kurve erzielt worden, insbesondere über die Frage, ob sie nur ein Maximum oder zwei Maxima hat, sowie über die nähere Lage des ersten allgemein anerkannten Hauptmaximums. Das letztere liegt auf alle Fälle im Rot oder im Gelb, das zweite Maximum soll im Blau liegen (vgl. die Kurven Fig. 27 und 28). Das zweite Maximum ist am energischsten von Engelmann vertreten worden, der es mit der Bakterienmethode gefunden hatte. Da aber Pfeffer (Phys. I,

[1]) Der Apparat ist später (Bot. Ztg. 1885) noch verbessert worden, doch sind anscheinend mit dieser neuen Form keine Assimilationsversuche mehr ausgeführt worden.

334, Fig. 53) mit derselben Methode sich nicht von seiner Existenz überzeugen konnte, und da auch die Gründe, die neuerdings KOHL (1897) für dasselbe angeführt hat, nichts weniger als stichhaltig sind, so müssen wir annehmen, die Assimilationskurve sei eingipflig, etwa so wie die REINKEsche (Fig. 27) und ihr Maximum liegt dann ganz zweifellos im weniger brechbaren Teil des Spektrums. Dieses Resultat war

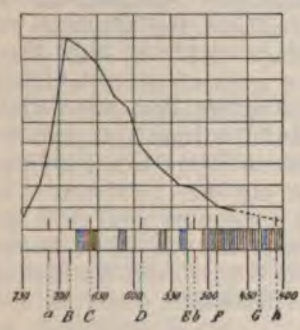


Fig. 27. Kurve der Gasblasenausscheidung, über dem Absorptionsspektrum lebender Blätter errichtet. Nach REINKE, Bot. Ztg. 1884, Taf. I, Fig. 6.

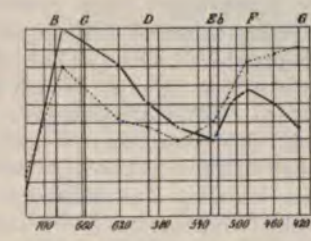


Fig. 28. Assimilation (ausgezogene Kurve) und Absorption (gestrichelte Kurve) grüner Zellen bei λ = 420—750. Nach ENGELMANN, Bot. Ztg. 1884, Taf. II, Fig. 1.

schon von den älteren Forschern aus ihren Beobachtungen hergeleitet worden, und es war unerwartet und wichtig. Da nämlich bei der Zersetzung der Silbersalze durch das Licht, also bei der Photographie, gerade die stark brechbaren Strahlen die Hauptrolle spielen, so hatte man sich allgemein gewöhnt, diese als die „chemisch wirksamen" zu betrachten. Die bei der CO_2-assimilation festgestellten Tatsachen zeigen aber, daß diese Verallgemeinerung unzulässig ist, daß auch rote oder gelbe Strahlen energische chemische Wirkungen ausüben können.

Diese fundamentale Tatsache kann man auch heute noch mit Hilfe von Licht, das durch Kaliumbichromat einerseits, durch Kupferoxydammoniak andrerseits filtriert wurde, demonstrieren. Im gelben Licht wird photographisches Papier nur langsam geschwärzt, aber die Assimilation erfolgt fast mit derselben Geschwindigkeit wie im weißen Licht. Im Licht, das Kupferoxydammoniak durchsetzt hat, erfolgt die Silbersalzzerlegung sehr energisch, aber die Assimilation wird stark gehemmt.

Ueber die Lage des Hauptmaximums ist viel gestritten worden: REINKE findet es zwischen den FRAUNHOFERschen Linien a und B (λ = 720—685 $\mu\mu$), ENGELMANN und TIMIRIASEF zwischen B und C (λ = 685—655 $\mu\mu$), PFEFFER (1871) zwischen C und D (λ = 655—590 $\mu\mu$). Man sollte nun glauben, diese Frage sei leicht zu entscheiden und auch von geringer Wichtigkeit. Was den ersten Punkt anlangt, so muß neben den Schwierigkeiten, auf die schon früher hingewiesen wurde, (wie z. B. Herstellung eines genügend reinen Spektrums bei der nötigen Lichtintensität) noch auf einen Punkt aufmerksam gemacht werden, den schon ENGELMANN hervorhob und den PFEFFER (Physiologie 2. Aufl. I, § 60) neuerdings in den Vordergrund stellt. Das Chlorophyll besitzt für die verschiedenen Farben ein sehr ungleiches Absorptionsvermögen. Gerade in der Nähe des Assimilationsmaximums aber ist das starke Absorptionsband des Chlorophylls (Fig. 24) bei

C ($\lambda = 661$). Wenn nun dieses stark absorbierte Licht auch die größte Assimilationswirkung haben sollte, dann könnte sich dieselbe doch nur an Objekten ganz geringer Dicke voll geltend machen. Verwenden wir ein gewöhnliches Laubblatt zum Versuch, so werden ja in diesem schon die obersten Chlorophyllschichten alles Licht von der Wellenlänge ca. 660 absorbieren und die darunter liegenden Teile des Blattes befinden sich in Dunkelheit. Strahlen aus der angrenzenden Spektralregion aber, z. B. solche von $\lambda = 630$, werden viel weniger absorbiert, dringen demnach tiefer in das Blatt und können demzufolge dann eventuell eine größere assimilatorische Gesamtwirkung erzielen als diejenigen, die durch Absorption rasch verschwinden. Von theoretischem Interesse ist nun natürlich in erster Linie nicht die tatsächlich bei dickeren Blättern zur Beobachtung kommende Assimilationskurve, sondern die sog. „primäre Kurve", die wohl nur Engelmann untersuchte. — Selbst bei ganz geringer Dicke der Chlorophyllschicht wird diese primäre Kurve verdeckt; das zeigt die folgende Zusammenstellung von Werten, die Engelmann auf der direkt beleuchteten Seite und auf der Rückseite einer nur 0,028 mm dicken Cladophorazelle erhielt:

Fraunhofersche Linien	B—C	D	D½b	E—B	F	F½G
Assimilation Vorderseite	100,0	48,5	37,0	24,0	36,5	10,0
„ Rückseite	36,5	94,0	100,0	52,0	22,0	12,0

Aus diesen Zahlen geht sehr deutlich hervor, daß in dickeren Pflanzenteilen das Assimilationsmaximum in Regionen von kleinerer Wellenlänge rückt.

Wir kommen nun zu der zweiten Frage, weshalb man sich denn eigentlich so sehr für die genaue Feststellung der maximal wirkenden Wellenlänge interessiert. Das geschieht aus dem Grunde, weil man vielfach einen Zusammenhang zwischen Absorption und Assimilation annahm: die Maxima der Absorption, also die bekannten Absorptionsbänder, sollten die Maxima der Assimilation sein. Nun werden wir zwar gleich zu zeigen haben, daß bei der Assimilation Licht absorbiert werden muß, aber daraus folgt doch noch lange nicht, daß dieses lokal vollkommen verschwindet. Auch zeigen ja zahllose Farbstoffe höchst charakteristische Absorptionsspektra, ohne daß deshalb dem an den Absorptionsbändern verschluckten Licht eine ganz besondere Funktion im Organismus zukäme. Es ist gut, bei der Gelegenheit an den Blutfarbstoff zu erinnern, der doch auch ein sehr auffallendes Spektrum hat, aber zweifellos nicht durch dieses für das Tier von Bedeutung ist. Ferner ist z. B. für das Jodsilber (vgl. Ostwald, Allg. Chemie II, 1070) unmittelbar neben der Linie G ein ausgesprochenes Maximum der Lichtwirkung nachgewiesen, während an dieser Stelle die optische Absorption gerade ziemlich schwach ist. Den Hauptbeweis gegen eine Koinzidenz zwischen Absorption und Assimilation wird man indes aus den physiologischen Tatsachen selbst entnehmen müssen, und er scheint uns vor allem darin zu liegen, daß man immer nur ein Uebereinstimmen in der Lage des Assimilationsmaximums im Rot mit dem Absorptionsband bei B-C, allenfalls (Engelmann) auch noch eine solche im Blau nachzuweisen suchte, aber niemals eine Steigerung in der Nähe der anderen Absorptionsbänder des Chlorophylls feststellen konnte. Wir stellen eine Tabelle nach Engelmann (1884, S. 91) zusammen, aus der er den Zusammenhang zwischen Assimilation und Absorption folgert, während uns das Gegenteil aus ihr zu folgen scheint.

Wellenlänge ($\mu\mu$)	718	680	622	589	558	522	506	486	468	431
Assimilation	12,2	100,0	80,8	60,5	47,4	39,3	59,7	66,1	59,3	45,9
Absorption	23,7	81,2	52,6	47,5	40,2	51,0	63,2	83,4	86,3	90,7

Man beachte insbesondere die Region λ 622—522, wo die Assimilation vom Werte 80 gerade auf die Hälfte fällt, während die Absorption nur eine kleine Schwankung macht und bei 522 annähernd denselben Wert hat wie bei 622. Man vergleiche ferner λ 680, wo bei der Absorption 81,2 die Assimilation den Wert 100 erreicht, mit λ 431, wo trotz stärkerer Absorption nur eine Assimilation von 45,9 notiert ist!

Wenn also Beziehungen zwischen Absorption und Assimilation vorkommen, so sind diese sehr komplizierter Art und durchaus noch zu erforschen. Und noch mehr als für die grünen Zellen der Mehrzahl der Pflanzen gilt das für die gelben, roten und blaugrünen vieler Algen. Für sie hat Engelmann (1884) sehr interessante Angaben gemacht, die indes noch der Bestätigung auf breitester experimenteller Grundlage bedürfen.

Es ist schon angedeutet worden, daß die Wirkung des Lichtes bei der Assimilation der CO_2 eine derartige ist, daß sie notwendigerweise mit einer Absorption verbunden sein muß. Dies läßt sich schon aus theoretischen Erwägungen entnehmen. Das Produkt der Assimilation, die Stärke oder der Zucker haben eine nicht unbedeutende Verbrennungswärme, während die Kohlensäure, aus der sie entstanden sind, als Endprodukt der Verbrennung eine solche nicht besitzt. Die Energie, die demnach die Pflanze bei der Bildung organischer Substanz gewinnt, kann nur von der Sonne herrühren, und selbstverständlich muß das Licht, wenn es in die chemische Energie der Stärke verwandelt wird, als Licht verschwinden, es muß also eine Absorption von Licht im Chlorophyllkorn stattfinden. Jul. Rob. Mayer, der Entdecker des Gesetzes von der Erhaltung der Energie, war sich über diesen für das ganze organische Leben fundamental wichtigen Zusammenhang zwischen Pflanze und Licht vollkommen klar, wenn er schrieb (1845, S. 37—38): „Die Natur hat sich die Aufgabe gestellt, das der Erde zuströmende Licht im Fluge zu erhaschen, und die beweglichste aller Kräfte, in starre Form umgewandelt, aufzuspeichern. Zur Erreichung dieses Zweckes hat sie die Erdkruste mit Organismen überzogen, welche lebend das Sonnenlicht in sich aufnehmen und unter Verwendung dieser Kraft eine fortlaufende Summe chemischer Differenzen erzeugen. Diese Organismen sind die Pflanzen. Die Pflanzenwelt bildet ein Reservoir, in welchem die flüchtigen Sonnenstrahlen fixiert und zur Nutznießung geschickt niedergelegt werden."

Diese kühnen Gedanken Rob. Mayers haben sich auf das glänzendste bestätigt und wir müssen in dem Prozeß der CO_2-assimilation die Quelle des gesamten organischen Lebens auf unserer Erde erkennen, des Lebens, das seine Betriebskraft von der Sonne bezieht. Nur die grüne Pflanze ist imstande, in dieser Weise das Sonnenlicht zu binden, alle nicht grünen Teile derselben sowie alle nicht grünen Organismen sind direkt oder indirekt von dieser ersten und wichtigsten Synthese organischer Substanz abhängig (vgl. Vorl. 15).

Bei dieser Bedeutung des Prozesses ist es daher zweifellos von Interesse zu untersuchen, in welchem Maße die grünen Zellen das Sonnenlicht auszunutzen verstehen, wieviel von der eingeführten

Energie sie speichern, und wieviel davon ungenützt wieder aus ihnen geht.

Man kann zunächst einmal auf theoretischem Wege zu einem diesbezüglichen Resultat kommen. Pfeffer (1871) z. B. nahm auf Grund der Arbeiten von Boussingault die Bildung von 0,000535 g Stärke pro Sekunde und pro qm Blattfläche für Nerium an und setzte die Verbrennungswärme der Stärke pro g = 4100 Kal.; daraus folgt dann, daß pro qm und pro Sekunde 2,2 Kal. an Sonnenenergie nötig sind, und das ist weniger als 1 Proz. der Gesamtenergie der Sonne (diese nach Pouillet zu 333 Kal. pro Met.-Sekunde gesetzt). Rechnet man mit Sachs für Helianthus 1,8 g Stärke pro qm und Stunde, so macht das rund 7000 Kal.; andrerseits findet man eine Energiemenge der Sonne ebenfalls pro Stunde u. qm nach Pouillet = 1200000 Kal.; somit würde nur 0,6 Proz. der einfallenden Lichtenergie zur Assimilation verwendet. Ein anderes Resultat, nämlich 2,4 Proz. erhält man, wenn man die von Ad. Mayer (1897) angestellte Kalkulation benutzt; dabei ist bei Mayer die Gesamtsonnenenergie des Jahres in Rechnung gezogen. Da nun von dieser ein beträchtlicher Teil zu einer Zeit auf die Erde fällt, wo keine Vegetation vorhanden ist, so würde von dem tatsächlich zur Geltung gelangenden Licht noch mehr als 2,4 Proz. wirksam sein. Andrerseits dürfte die Gesamtsonnenenergie pro Jahr bei Mayer mit $^1/_4$ Millionen Kal. zu niedrig geschätzt sein, denn Langley gibt die doppelte Größe an; nach Anbringen einer diesbezüglichen Korrektur würde der Wert wieder eher kleiner werden als 2,4 (vgl. auch Brown 1899).

Uebereinstimmend lehren also diese Berechnungen jedenfalls das eine: es kann nur ein kleiner Bruchteil der Sonnenenergie bei der Assimilation für die Pflanze gewonnen werden; wie groß er aber ist, läßt sich z. Z. nicht genau feststellen. Deshalb sind Detleffsens (1888) Versuche, ihn experimentell zu bestimmen, von größtem Interesse. Er beobachtete die Lichtabsorption in einem Blatte mit Hilfe des Thermo-Elements und brachte das Blatt abwechselnd in CO_2-haltige (10 Proz.!) und CO_2-freie Luft. Im ersten Fall, also bei der Assimilation, wurde nun in der Tat mehr Licht absorbiert als ohne Assimilation und zwar einmal 0,9 Proz., ein zweites Mal 0,3 Proz. und im letzten Versuch 1,1 Proz. der auffallenden Lichtmenge. Es ist indes auf diese Zahlen kein allzu großer Wert zu legen, — der Fehlerquellen sind mehrere und recht bedeutende — aber es scheint uns in Detleffsens Versuchen ein interessanter Anfang gemacht zu sein, der mit guten Hilfsmitteln fortgesetzt werden sollte. Es wäre ja doch sehr gut möglich, daß bei stattfindender Assimilation doch nicht mehr Licht absorbiert wird, als ohnedem, denn es könnte ja das zur Assimilation dienende Licht, wenn diese verhindert wird, ebenso in Wärme verwandelt werden, wie die übrige nicht unbeträchtliche Lichtmenge, die auch das tote Blatt und die Chlorophyllösung verschluckt.

Worin es begründet ist, daß nur bei Gegenwart des Chlorophyllfarbstoffes die Zerlegung der Kohlensäure möglich ist, das wissen wir nicht. Man hat aber mehrfach die Vermutung ausgesprochen, dieser Farbstoff wirke als Sensibilisator. Bekanntlich sind die Silbersalze nur für gewisse Wellenlängen empfindlich, rotes Licht wirkt z. B., wie dem Photographen bekannt, gar nicht auf sie ein. Durch Zusatz mancher Farbstoffe, die rotes Licht absorbieren, können aber die Silbersalze rotempfindlich werden. Es ist in diesem Falle

jedoch die Wirkung der Farbstoffe noch keineswegs aufgeklärt, denn nicht alle Farbstoffe, die Rot absorbieren, wirken als Sensibilisatoren. Davon abgesehen bleibt aber zwischen diesen physikalischen Verhältnissen und den im Chlorophyllkorn gegebenen ein sehr großer Unterschied. Die Silbersalze sind von Natur lichtempfindlich, ihre Empfindlichkeit wird durch den Sensibilisator nur erweitert; die Chloroplasten aber sind ohne den Chlorophyllfarbstoff nicht imstande CO_2 zu zerlegen, der Farbstoff kann somit auch nicht als „Sensibilisator" wirken.

Wenn die Bildung organischer Substanz notwendigerweise mit einer Energieeinfuhr verbunden sein muß, so frägt es sich doch, ob diese Energie immer gerade die der Sonne, speziell die Energie ihrer leuchtenden Strahlen sein muß. Es liegt nahe, anzunehmen, daß auch andere Energieformen, Wärme, Elektrizität und chemische Energie im gleichen Sinne verwertet werden können, und in der Tat ist es sehr wahrscheinlich, daß einige Organismen organische aus anorganischer Substanz unter Verwendung von chemischer Energie aufbauen. Die Art und Weise, wie das geschieht, läßt es zweckmäßiger erscheinen, auf diese Vorkommnisse einer „Chemosynthese" — wie man diesen Vorgang im Gegensatz zu der besprochenen „Photosynthese" nennen kann (Pfeffer, Phys. 2. Aufl.) — bei anderer Gelegenheit zurückzukommen. Hier aber mögen, in Anbetracht der Wichtigkeit der „Photosynthese", noch einige Bemerkungen historischer Art Platz finden. (Vgl. Sachs 1875; Pfeffer, Phys. 2. Aufl. 1, 289; Brown 1899).

Die Grundlagen der Kohlenstoffassimilation sind durch eine Reihe von Arbeiten in der kurzen Zeit des letzten Drittels des 18. Jahrhunderts gewonnen worden. Priestley wußte, daß die Luft durch die Atmung der Tiere, durch Fäulnis und Verbrennung verschlechtert wird, und er suchte systematisch nach dem Korrektiv dieses Prozesses in der Natur. Im Jahre 1771 konnte er konstatieren, daß der Pflanzenwelt diese Aufgabe zufällt. Er war es, der 1778 aus teilweise in Wasser untergetauchten Pflanzenteilen Gasblasen austreten sah, die mehr Sauerstoff enthielten als die gewöhnliche Luft. In den Gläsern, die er zu diesen Versuchen benutzt hatte, entwickelten sich bei längerem Stehen grüne Massen, die gleichfalls am Licht Sauerstoff ausschieden; da aber Priestley dieselben nicht als Algen erkannte, so glaubte er hier einen rein chemischen Vorgang zu sehen, der ebenfalls zu Sauerstoffbildung führe. — Die Notwendigkeit des Sonnenlichtes bei der „Verbesserung der Luft" scheint Priestley nicht vollkommen klar erkannt zu haben, auf diese wies erst Ingenhouss hin, der gleichzeitig feststellte, daß nur die grünen Teile der Pflanze diese Fähigkeit haben. Ingenhouss wie Priestley standen beide auf dem Boden der Phlogistonlehre; der erste, der sich auf den durch Lavoisier begründeten Standpunkt der modernen Chemie stellte, ist Senebier, dessen Darlegungen uns dementsprechend heute viel moderner berühren, als die seiner Vorgänger. Er zeigte insbesondere den Zusammenhang zwischen der Kohlensäure und dem auftretenden Sauerstoff, er erkannte also zuerst, daß es sich bei dem in Rede stehenden Vorgang um die Bildung organischer Substanz handelt. Freilich glaubte er in Hinsicht auf den geringen Kohlensäuregehalt der Luft, die Pflanzen nähmen die Kohlensäure aus dem Boden. Erst Th. de Saussure (1804) lieferte den unumstößlichen Nachweis, daß die Atmosphäre die Kohlenstoffquelle der Pflanzen ist, und er war es,

der durch seine überaus exakten Versuche der ganzen Lehre den soliden Unterbau gab, dessen sie noch bedurfte. In der Folge gerieten seine richtigen Ansichten wieder in Vergessenheit, man schrieb dem „Humus" wieder eine Bedeutung für die Ernährung der grünen Pflanze zu, bis durch LIEBIGS Scharfsinn und BOUSSINGAULTS experimentelle Arbeit die SAUSURESchen Resultate allgemeine Anerkennung fanden und nun zum Grundstein der Pflanzenphysiologie geworden sind. Ueber das erste Produkt der C-assimilation sprachen sich die älteren Forscher meist nicht näher aus; später betrachtete man die Kohlehydrate i. a. als solches, bis dann SACHS die Stärke als „erstes sichtbares Assimilationsprodukt" ansprach. Die weitere Entwicklung in neuerer Zeit ist schon besprochen, es ist auch schon hervorgehoben worden, daß die Chloroplasten nicht nur aus CO_2 Stärke bilden können, sondern auch aus gelösten Kohlehydraten; auf solche sind dann natürlich alle nicht grünen Teile der höheren Pflanzen und die große Menge von Pilzen etc., die aus Mangel an Chlorophyll keine CO_2-assimilation haben können, durchaus angewiesen. Zur näheren Betrachtung dieser heterotrophen Organe und Organismen wenden wir uns erst später.

Literatur zu Vorlesung 10.

BASTIT. 1891. Revue gén. de botan. **3,** 522.
BLACKMAN. 1895. Transact. Phil. Soc. B. **186,** 504.
BOUSSINGAULT. 1868. Agronomie **4,** 375.
BROWN. 1899. British Assoc. Dover. Addres to the chem. Section.
BROWN and ESCOMBE. 1900. Phil. Transact. Royal Soc. B. **193,** 223.
BURGERSTEIN. 1900. Ber. D. bot. Ges. **18,** 168.
DAUBENY. 1836. Philos. Transactions 1839, S. 149.
DETLEFFSEN. 1888. Arb. Bot. Inst. Würzburg **3,** 534.
DRAPER. 1843. Philosoph. Magazine **23,** 161.
EBERMAYER. 1885. Sitzungsber. Münchener Akad. **15,** 303.
ELFVING. 1880. Arb. Bot. Inst. Würzburg **2,** 495.
ENGELMANN. 1882. Bot. Ztg. **40,** 426.
— 1884. Bot. Ztg. **42,** 81.
EWART. 1896. Journal of the Linn. Society; Botany **31,** 364.
— 1897. ibid. **31,** 554.
GODLEWSKI. 1873. Arb. bot. Inst. Würzburg **1,** 343.
JUMELLE. 1892. Revue gén. de Bot. **4,** 166.
KLEBS. 1888. Unters. aus. d. bot. Inst. Tübingen **2,** 489.
KREUSSLER. 1885—90. Landw. Jahrbücher, 1885: **14,** 913; 1887: **16,** 711; 1888: **17,** 161; 1890: **19,** 649.
KOHL. 1897. Ber. D. bot. Ges. **15,** 111 u. 361.
LANDOLT. 1894. Ber. Chem. Ges. S. 2872.
LOPRIORE. 1895. Jahrb. wiss. Bot. **28,** 531.
MAYER, AD. 1897. Versuchsstationen **48,** 67.
MAYER, R. 1845. Die organische Bewegung im Zusammenhang mit dem Stoffwechsel. Heilbronn.
MEISSNER. 1894. B. z. Kenntn. d. Assimilationstätigkeit der Blätter. Diss. Bonn.
MOLL. 1877. Landw. Jahrbücher **6,** 327.
NAGAMATZ. 1887. Arb. bot. Institut Würzburg **3,** 389.
NOLL. 1894. In „Bonner Lehrbuch" 1. Aufl.
PFEFFER. 1871. Arb. bot. Inst. Würzburg **1,** 1.
— 1872. Botan. Ztg. **30,** 425.
REINKE. 1883. Bot. Ztg. **41,** 697.
— 1884. Bot. Ztg. **42,** 1.
— 1893. Sitzungsber. Akad. Berlin 527.
SACHS. 1884. Arb. Würzburg **3,** 1.
— 1875. Geschichte der Botanik. München.
SCHIMPER. 1885. Jahrb. wiss. Botanik **16,** 1.
STAHL. 1894. Botan. Ztg. **52,** 117.
TIMIRIASEF. 1885. Annal. sc. nat. VII, **2,** 99.
UNGER. 1855. Anatomie u. Physiol. d. Pflanze. Pest, Wien, Leipzig.

Vorlesung 11.

Assimilation des Stickstoffes bei der autotrophen Pflanze.

Durch Umwandlung der im Chlorophyllkorn entstandenen Kohlehydrate geht eine große Anzahl wichtiger Pflanzenstoffe hervor, von denen an dieser Stelle nur die Zellwandstoffe, die Fette und viele organische Säuren genannt seien. Sie alle bestehen nur aus den Elementen C, H und O. Außerdem gibt es zahlreiche andere Pflanzenstoffe, die noch ein viertes Element, den Stickstoff enthalten, und jede Pflanze besteht tatsächlich zu einem prozentisch zwar geringen, aber doch konstanten Teil aus diesem Element (s. Vorl. 1, S. 8). Die Form, in der der Stickstoff verwertet werden kann, ist nun bei verschiedenen Typen des Pflanzenreiches eine verschiedene, und wir wollen uns zunächst auf den Stickstoffbedarf der grünen Pflanze beschränken, von deren Nahrungsaufnahme wir so ein abgeschlossenes Bild bekommen. Freilich sind wir über die Assimilation des Stickstoffes nicht entfernt so genau orientiert wie über die des Kohlenstoffs, und das ist sehr bedauerlich, da ja der Stickstoff offenbar ein noch wichtigeres Nährmaterial der Pflanze ist, als der Kohlenstoff. Denn die lebende Substanz, das Protoplasma ist stets stickstoffhaltig; die nur aus C, O und H bestehenden Körper gehören dagegen nicht zu den Trägern des Lebens.

Wir kehren zur Wasser- oder Sandkultur zurück, die uns bezüglich des Bedarfes der Pflanze an Aschensubstanz so klare Resultate ergeben hat. In den Nährlösungen tritt ja, wie wir sahen, eine ganz erhebliche Vermehrung des Trockengewichtes ein (S. 100), sie müssen also alle für das Gedeihen der Pflanze nötigen Stoffe enthalten. Stickstoff ist der Nährlösung in Gestalt eines Nitrates, $Ca(NO_3)_2$ oder KNO_3, zugesetzt. Es frägt sich nun zunächst, ob ein solcher Zusatz überhaupt nötig ist, ob nicht der ungeheure Vorrat von freiem Stickstoff, der $^4/_5$ der Atmosphäre ausmacht, von der Pflanze verwertet werden kann. Die Antwort auf diese Frage lautet unbedingt: nein. Obwohl wir in der unorganischen Natur Vorgänge kennen, die den freien N in Bindung bringen, obwohl wir ferner bestimmte Pflanzen kennen (Vorl. 19), die den freien Stickstoff auszunützen verstehen, so müssen wir doch der gewöhnlichen grünen Pflanze dieses Vermögen durchaus absprechen.

Die grundlegenden Feststellungen auf diesem Gebiete verdanken wir Boussingault (1860/61), der freilich die besonderen Fähigkeiten der Leguminosen nicht erkannte, obwohl er auch mit ihnen viele Versuche anstellte. Indem wir bezüglich dieser auf die spezielle Behandlung in Vorl. 19 verweisen, beschränken wir uns hier durchaus auf „Nicht-Leguminosen" und nehmen als Beispiel etwa Helianthus argophyllus. Mit dieser Pflanze führte Boussingault (1860) drei Versuchsreihen durch: in der ersten entwickelten sich die Pflanzen in reinem Sand ohne alle Mineralzutaten und insbesondere unter Ausschluß gebundenen Stickstoffes; in der zweiten Serie erhielt derselbe Sandboden Aschensubstanzen und Kalisalpeter; in der dritten

Aschensubstanz und statt des Kalisalpeters Kaliumkarbonat. Das Ergebnis der Versuche ist in nachfolgender Tabelle zusammengefaßt:

	Trocken-substanz; Same = 1 gesetzt	Gebildete organische Substanz (g)	Gewinn an C in 86 Tagen (g)	Gewinn an N in 86 Tagen (g)
A (Sand)	3,6	0,285	0,114	0,0023
B (Sand, Asche, Nitrat)	198,3	21,111	8,444	0,1666
C (Sand, Asche, Karbonat)	4,6	0,391	0,156	0,0027

Man ersieht aus diesen Zahlen, daß es in den Serien A und C in der Tat gelungen war, den Stickstoff fast ganz auszuschließen; der geringe N-gewinn von ca. 2,3 mg in Serie A und von 2,7 mg in C dürfte auf die Absorption gasförmigen Ammoniaks aus der Luft zurückzuführen sein. Hand in Hand mit dem Ausschluß des gebundenen Stickstoffes geht nun die geringe Zunahme an Kohlenstoff sowie organischer Substanz und Trockengewicht überhaupt. Bemerkenswert ist aber, daß doch immer noch eine Vermehrung des Trockengewichtes eintreten konnte, und daß diese größer ausfiel bei Düngung mit den Aschensubstanzen als in reinem Sandboden. Es reicht also der Stickstoffgehalt der Samen zu einer weiteren Entwicklung, als sie der geringe Vorrat an Aschensubstanzen erlaubt.

Fig. 29. Helianthus argophyllus. *1* mit Salpeterzusatz, *2* ohne solchen. (Gleiche Verkleinerung.) Nach Boussingault, 1860, Taf. 2.

Besser als durch die angeführten Zahlen gewinnt man durch die Abbildungen Boussingaults eine Anschauung von der ungleichen Entwicklung der verschieden behandelten Pflanzen. Wir reproduzierendeshalb beigleicherVerkleinerung in Fig. 29, *1* eine Pflanze aus der Serie B, und unsere Fig. 29, *2* kann ebenso gut ein Exemplar aus der Serie A wie C versinnlichen, denn im Aussehen dieser beiden ist kaum ein Unterschied zu bemerken. Zu den Abbildungen kann vielleicht noch hinzugefügt werden, daß die Normalpflanzen eine Höhe von 64—74 cm erreichten und eine stattliche Infloreszenz ausbildeten, während die ohne Stickstoff erwachsenen nur 11—14 cm groß wurden und ein Blütenköpfchen von zwerghaften Dimensionen aufwiesen.

Der Versuch zeigt mit größter Klarheit, daß der atmosphärische Stickstoff, das Stickstoffgas, von Helianthus nicht ausgenutzt werden kann. Er zeigt ferner, daß Kalisalpeter offenbar eine ausreichende Stickstoffnahrung darstellt, denn das Trockengewicht in Serie B ist ungefähr 60 mal so groß als in A. Dieser Erfolg in der Trockengewichtssteigerung ist sehr auffallend, wenn man hört, wie wenig KNO_3 die Pflanzen erhalten haben.

Der Topf mit $1^1/_2$ Kilo Sand erhielt im Laufe von 3 Monaten allmählich 1,4 g Kalisalpeter und diese haben zur normalen Entwicklung von 2 Pflanzen völlig ausgereicht.

Viele Hunderte von Kulturen in Wasser und Sand haben seither bestätigt, daß die Salpetersäure für die große Mehrzahl der Phanerogamen eine gute, ja sogar die beste Stickstoffquelle bildet. Auch ist es im Prinzip gleichgültig, an welche Base sie gebunden ist; doch wird man beim Versuch im allgemeinen lieber solche Basen nehmen, die ohnedies nötig sind, wird also dem Kalium- oder Calciumnitrat den Vorzug vor dem billigeren Na-salz geben. Ob neben den Nitraten auch den Nitriten eine Rolle bei der Stickstoffernährung der Phanerogamen zukommt, läßt sich zurzeit nicht sagen. Nach den Untersuchungen Molischs (1887) wirken sie in stärkerer Konzentration sehr giftig, werden aber aus schwacher Lösung (Kaliumnitrit von 0,05 Proz. oder weniger) begierig aufgenommen und in der Pflanze verändert; auffallenderweise werden sie aber nicht in Nitrat oxydiert, sondern reduziert. Ob eine grüne Pflanze auf Kosten von Nitriten ihren ganzen Entwicklungsgang vollenden kann, ist nicht bekannt.

Es ist das Verdienst Boussingaults, die Bedeutung der Salpetersäure für die Ernährung der grünen Pflanze erkannt zu haben; früher hatte man, besonders unter dem Einfluß Liebigs (1840), das Ammoniak als Hauptquelle des pflanzlichen Stickstoffes betrachtet. Man konnte zu dieser Ansicht auch leicht kommen, da die Praxis hervorragende Erfolge mit Ammoniakdüngung erzielte, und man nicht wußte, daß das Ammoniak im Boden vielfach vor seiner Aufnahme in die Pflanze in Nitrat umgewandelt wird. Diese unter dem Einfluß von Organismen vor sich gehende Nitrifikation (Vorl. 18) erschwert die wissenschaftliche Erforschung der Frage nach der Bedeutung des Ammoniaks für die grüne Pflanze. Es haben aber auch die neueren, die Nitrifikation völlig ausschließenden Versuche (Pitsch 1887/1896, Mazé 1900) sicher gestellt, daß dem Ammoniak durchaus nicht aller Nährwert abzusprechen ist; es wirkt bei der Mehrzahl der grünen Pflanzen nur weniger günstig als die Salpetersäure, gestattet aber doch eine abschließende Entwicklung mit erheblicher Vermehrung der Trockensubstanz. Daß manche Pflanzen mit Ammoniak aber nur mäßig zu gedeihen vermögen, liegt vielfach daran, daß die Ammonsalze in stärkeren Konzentrationen von den Wurzeln ganz schlecht ertragen werden. Ganz besonders sind von dem kohlensauren Ammoniak, das durch seine alkalische Reaktion schädigt, solche Giftwirkungen bekannt. — Für gewisse Pflanzen, so vor allem den Mais und andere Gramineen, steht aber Ammoniak der Salpetersäure durchaus nicht nach, und Mazé konnte beim Mais in höchstens $^1/_2$ proz. Lösung von Ammonsulfat ebenso starke Trockensubstanzvermehrung wahrnehmen, wie bei Nitraternährung. Den Gramineen schließen sich Brassica und Alliumarten an. Auch die Waldbäume dürften auf NH_3 angewiesen sein, da im Waldboden Nitrate selten sind; indes ist die Deutung dieses Befundes nicht so einfach und kann erst später gegeben werden (Vorl. 19). Zur Zeit steht also jedenfalls vollkommen fest, daß es neben den Pflanzen, die entschieden die Salpetersäure bevorzugen (z. B. Buchweizen, Kartoffel, Rübe), auch solche gibt, die ebensogut oder vielleicht noch besser mit Ammoniak auskommen, wobei es gleichgültig zu sein scheint, ob dieses als Sulfat, Nitrat,

Phosphat etc. geboten wird — nur dem Karbonat haften die schon besprochenen schädlichen Eigenschaften an.

Sehen wir uns nun nach den Quellen für Nitrate und Ammoniak in der Natur um. Mineralien, Stoffe rein anorganischen Ursprungs, die gebundenen Stickstoff enthalten, sind jedenfalls sehr selten.[1]) Das Vorkommen von Natronsalpeter scheint mit dieser Behauptung in Widerspruch zu stehen, allein es ist kaum zweifelhaft, daß der Natronsalpeter in der Natur seine Existenz den Pflanzen verdankt. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Gesamtmenge von gebundenem Stickstoff, die zurzeit auf unserem Planeten vorhanden ist, durch Bindung von gasförmigem Stickstoff entstanden. Auch heute noch finden Prozesse statt, die auf eine Bindung gasförmigen Stickstoffes hinarbeiten, aber auch der umgekehrte Vorgang, die Entstehung gasförmigem Stickstoffes aus gebundenem, fehlt nicht. Jede Stickstoffbindung bedeutet nun für die typische grüne Pflanze den Gewinn eines Nährstoffes aus einer Substanz ohne Nährwert, und jede Bildung von gasförmigem Stickstoff aus Stickstoffverbindungen ist ein Nährstoffverlust für sie. Darum sind diese beiden Prozesse in der Natur, die wir kurz als „Stickstoffgewinn" und „Stickstoffverlust" bezeichnen können, von größter Bedeutung für unsere heutige Frage, und wir müssen sie etwas näher ins Auge fassen; vielfach freilich werden wir nur auf später genauer zu besprechende Erscheinungen kurz hinweisen können.

Ein Stickstoffgewinn kann unter verschiedenen Umständen eintreten. Wenn wir von den nur im Laboratorium erzielbaren Bedingungen hier ganz absehen, so bleiben nur zwei Prozesse der Stickstoffbindung übrig; von diesen ist der eine, weil Organismen dabei die Hauptrolle spielen, später (Vorl. 19) ausführlich zu besprechen, und nur der andere kann an dieser Stelle erwähnt werden. Es ist die Oxydation des Stickstoffes zu Salpetersäure und salpetriger Säure, die sich unter dem Einfluß elektrischer Entladungen vollzieht, und die demgemäß auch in der Atmosphäre, besonders bei Gewittern stattfinden muß. In der Tat bringt denn auch Regen, Nebel und Schnee nachweisbare und sogar wägbare Mengen dieser Stickstoffsäuren gelöst auf die Erde, wie das in eingehendster Weise wieder Boussingault (1861, 325) gezeigt hat. Das Maximum, das er gefunden hat, beträgt 6 mg Salpetersäure im Liter Regen, meist aber sind in diesem Volumen nur 3, 2, 1 mg oder noch weniger Salpetersäure enthalten. Man kann nicht sagen, daß eine sehr auffallende Beziehung zwischen der Häufigkeit der Gewitter und der Menge der Salpetersäure im Regenwasser bestehe; auch in der gewitterlosen Zeit ist noch immer relativ reichlich gebundener N im Regen nachzuweisen. Das hängt vielleicht damit zusammen, daß schwächere elektrische Entladungen, die in der Luft nie fehlen dürften, schon zur Bindung von Stickstoff genügen, vielleicht aber auch damit, daß ein Teil der in der Atmosphäre vorhandenen Salpetersäure vom Erdboden stammt, von dem er in Form von Staub weggegangen ist.

Im ganzen gelangt also jedenfalls immer nur wenig frisch gebundener Stickstoff auf die Erde, nach Ad. Mayer (1901, 1, 205) im

[1]) Erdmann 1896 (Ber. Chem. Ges. **29**, 1710) hat in ganz reinen nordischen Urgesteinen gebundenen Stickstoff in freilich sehr geringer Menge gefunden (0,028 Proz. und weniger).

Jahr auf den Hektar noch nicht einmal ein Kilogramm, während die Pflanzenwelt, die auf einer solchen Fläche wächst, im Durchschnitt nach Boussingault etwa 50 kg Stickstoff pro Jahr zu ihrem Aufbau gebraucht. So ist ein dauerndes Gedeihen der Pflanze in der Natur nur dadurch möglich, daß der Stickstoff aus den absterbenden Organismen wieder in den Boden gelangt und von einer neuen Generation ausgenutzt wird. Die stickstoffhaltige Substanz toter Tiere und Pflanzen wird durch Mikroorganismen verändert und im allgemeinen in Ammoniak übergeführt (Vorl. 17). Für Ammoniak hat aber der Boden ein lebhaftes Absorptionsvermögen, und so wird wenigstens ein Teil des bei der Verwesung entstehenden NH_3 in der Erde fixiert. Wiederum durch Mikroorganismen erfolgt dann im Erdboden eine Ueberführung des Ammoniaks in salpetrige und Salpetersäure (Nitrifikation, Vorl. 18). Tatsächlich enthalten demnach alle Böden in wechselnder Menge Nitrate, Nitrite und Ammoniak.

Die Stickstoffverluste in der Natur können zunächst einmal lokal sein. Das bei der Verwesung entstehende Ammoniak wird — soweit es überhaupt unverändert bleibt — nur z. T. absorbiert; eine gewisse, nicht ganz geringe Menge geht auch in gasförmiger Gestalt in die Luft über, wo es an salpetrige und Salpetersäure oder auch an Kohlensäure gebunden nachzuweisen ist. Dieses Ammoniak kehrt mit den atmosphärischen Niederschlägen zur Erde zurück. Nach A. Mayer (1901, 1. 205) entfällt durchschnittlich auf den Hektar im Jahr ca. 2 Kilo Stickstoff in Form von Ammoniak, das zusammen mit dem vorhin erwähnten einen Kilo in Salpeter- und salpetriger Säure vom Regen gebracht wird. Das verdunstende Ammoniak geht also im ganzen für die Pflanzenwelt nicht verloren, wohl aber kann es von einem bestimmten Ort weggetragen werden und einem anderen zukommen; es kann auch eventuell den Landpflanzen ganz entzogen werden, wenn es mit dem Regen ins Meer gelangt. Aehnlich verhält es sich mit der Salpetersäure; wenn diese bei der Nitrifikation von Ammoniak im Boden entsteht, so kommt sie den Pflanzen an der betreffenden Stelle nur dann zugute, wenn sie sofort von den Wurzeln aufgenommen wird. Da eine Absorption im Erdboden nicht möglich ist, so wird alle nicht sofort von der Wurzel aufgenommene Salpetersäure durch den Regen ausgewaschen und in die Flüsse oder endlich in das Meer verschleppt. Ungleich wichtiger als die besprochenen Erscheinungen, die sich bei genauer Betrachtung nur als Wanderungen und Wandlungen, nicht als Verluste des gebundenen Stickstoffes herausstellen, ist die Entstehung gasförmigen Stickstoffes. Eine solche ist bei manchen Zersetzungen (Vorl. 17) und auch bei gewissen Verbrennungen konstatiert. Wenn es nun gar keine Organismen gäbe, die freien Stickstoff zu nützen verständen, so wären diese Verluste unwiederbringliche. Tatsächlich sind aber solche Organismen bekannt (Vorl. 19), und ihre Tätigkeit ist offenbar von fundamentalster Wichtigkeit für den Kreislauf des Stickstoffes.

Wir kommen auf diese Lebewesen später zurück — zurzeit wäre uns ein volles Verständnis ihrer Wirksamkeit doch noch nicht möglich. An dieser Stelle wollen wir nur hervorheben, daß wir trotz der mancherlei Kenntnisse, die uns die letzten Jahre über diesen Prozeß der N-bindung gebracht haben, dennoch über die quantitative Seite desselben keine Vorstellung haben, so daß es völlig unmöglich ist, zu sagen, ob die stickstoffbindenden oder die stickstoffentbindenden Vor-

gänge auf der Erde dominieren, oder ob beide etwa im Gleichgewicht stehen. Wenn man bedenkt, daß ursprünglich auf der Erde gar kein gebundener Stickstoff vorhanden war, so möchte man geneigt sein anzunehmen, daß die Menge desselben auch heute noch im Steigen begriffen sei, und daß dementsprechend gegenwärtig mehr Organismen existieren können als vor Jahrtausenden. Zweifellos hängt ja in der Natur vielfach gerade vom Stickstoff die Menge lebender Substanz ab — denn der Stickstoff befindet sich im unbebauten Boden wohl meistens „im Minimum".

Nach der Art des Vorkommens von gebundenem Stickstoff in der Natur liegen dreierlei Möglichkeiten für die grüne Pflanze vor, ihn aufzunehmen:

1. Sie kann sich aus dem Boden das absorbierte Ammoniak oder die Salpetersäure durch die Wurzel verschaffen.
2. Sie kann aus der Luft das gasförmige Ammoniak durch die Blätter entnehmen.
3. Sie kann aus der Luft ebenfalls durch die Blätter Regenwasser und die in ihm gelösten Stickstoffverbindungen aufnehmen.

Von diesen Möglichkeiten kommt aber im wesentlichen nur die erste in Betracht. Die Aufnahmefähigkeit der Blätter für gasförmiges Ammoniak ist zwar erwiesen (Schlössing 1874); da dasselbe aber in der Luft nur in so ganz geringen Spuren vorkommt, so hat diese Fähigkeit der Blätter keine weitere praktische Bedeutung. Bei Gegenwart größerer Düngermassen kann die Menge des NH_3 in der Luft freilich beträchtlich zunehmen, und es ist wohl möglich, daß es dann die Entwicklung mancher Pflanzen günstig beeinflußt (Kerner 1887). Eine Begünstigung kann aber, das darf man nicht vergessen, nur innerhalb enger Grenzen stattfinden, denn bei höherer Konzentration wirkt das Ammoniak bald sehr schädigend. Die Aufnahme von im Regen gelöstem gebundenem Stickstoff durch die Blätter kann nicht bezweifelt werden, doch ist auch seine Menge eine so geringe, daß tatsächlich die gewöhnliche Landpflanze durchaus auf eine Aufnahme aus dem Boden angewiesen ist.

Ueber den Gehalt des unkultivierten Bodens an Ammoniak liegt eine große Literatur vor, auf deren Diskussion wir hier nicht eingehen können. Es mag genügen, einige Resultate A. Baumanns (1887) hier mitzuteilen.

In 1 kg trockener Erde		mg Ammoniakstickstoff
Lehmboden aus Granit	(Fichtelgebirge)	22,27
Verwitterter Gneiß	„	11,05
„ Porphyr	(Rheinpfalz)	17,71
„ Kohlensandstein		4,43
„ Basalt	(Rheinpfalz)	23,37
Humusfreier Löß	(München)	6,58
Sandboden	(Schrobenhausen)	2,23
Moorboden	(München)	1,60

Es verhalten sich also die verschiedenen — unbearbeiteten und ungedüngten — Böden bezüglich ihres Ammoniakgehaltes ungleich: der Basalt- und Lehmboden enthält am meisten, Sand- und Moorboden am wenigsten. Uebrigens nimmt die Menge des Ammoniaks rasch ab, wenn man in die Tiefe des Bodens geht.

Bei Untersuchung von unkultivierten Böden auf Salpetersäure fand derselbe Autor meist nur so geringe Spuren, daß sie nicht quantitativ ermittelt werden konnten.

Im ganzen trifft also die Pflanze in der Natur stets nur sehr wenig gebundenen Stickstoff im Boden an, und ihr Gedeihen daselbst ist nur zu verstehen bei Berücksichtigung der früher besprochenen Eigenschaften des Wurzelsystems, das vor allem durch die Beherrschung einer großen Bodenmasse die Aufnahme eines spärlich vorkommenden Stoffes ermöglicht.

Das immerwährende Gedeihen von Pflanzen auf natürlichen Böden zeigt jedenfalls an, daß sie sich andauernd den nötigen Stickstoff anzueignen verstehen. Anders steht die Sache mit den Kulturpflanzen. Aus den gleichen Gründen, wie sie bei Besprechung der Aschensubstanzen auseinandergesetzt wurden, treibt die Landwirtschaft notwendigerweise auch in Beziehung auf den Stickstoff Raubbau. Denn wenn auf dem Hektar im Jahr 50 kg Stickstoff in der Ernte gewonnen und zum guten Teil auch vom Acker weggeführt werden, so muß bei einem gleichzeitigen jährlichen Gewinn von nicht ganz 3 kg Stickstoff notwendigerweise eine rapide Verarmung an gebundenem Stickstoff eintreten, die nur durch Düngung hintangehalten werden kann. — Ein Teil des vom Acker weggeführten Stickstoffes findet sich in den Exkrementen des Viehes wieder, und so erklärt sich die günstige Wirkung der auch in der primitivsten Form der Landwirtschaft üblichen Düngung mit Mist. Allein der Stickstoffgehalt des Mistes reicht bei weitem nicht aus, um die Verluste zu decken. Es wird ja ein Teil des geernteten Stickstoffes direkt mit der Ernte oder indirekt mit dem Vieh verkauft, und der Rest, der im Miste enthalten ist, wird im großen und ganzen in Ammoniak übergeführt, kann also als solches durch Verdunstung, oder nach der Nitrifikation durch Auswaschung weiter verringert werden; dazu kann noch die Bildung freien Stickstoffes in dem Misthaufen als weitere Quelle von Verlusten hinzukommen. Somit ist für jede rationelle Landwirtschaft künstlicher Stickstoffdünger unentbehrlich. Als solcher empfiehlt sich vor allen Dingen, da der Kalisalpeter zu teuer ist, der in den ungeheueren Lagern Perus gewonnene, übrigens, wie bemerkt, seiner Entstehung nach auf Pflanzen zurückzuführende Natronsalpeter (Chilisalpeter), der auch schon seit den 30er Jahren des 19. Jahrhunderts in England zu dem Zweck in Aufnahme kam und heute noch in großartigen Massen verbraucht wird. Neben dem Chilisalpeter muß noch das schwefelsaure Ammoniak genannt werden, das als Nebenprodukt der Gasfabrikation in den Handel kommt und im allgemeinen fast ebenso günstige Wirkung zeigt, wie der Chilisalpeter. Von größter Wichtigkeit sind schließlich für die Landwirtschaft diejenigen Pflanzen, die den Stickstoff der Luft binden. Es ist schon mehrfach auf sie hingewiesen worden, aber sie können erst später ausführlicher behandelt werden.

Nachdem wir jetzt die Verbindungen des Stickstoffes kennen, die in der Pflanze verarbeitet werden können, auch wissen, daß sie ganz vorzugsweise durch die Wurzel aufgenommen werden, wenden wir uns weiter zu der Frage, wo und wie sie assimiliert werden. Hier aber gilt vor allen Dingen, was wir am Anfang des Kapitels schon bemerkt haben: wir sind über die Assimilation des Stickstoffes nur sehr mangelhaft orientiert. Als Endprodukt der Stickstoffassimilation sind jedenfalls die Eiweißkörper zu betrachten. Diese Klasse von chemischen Verbindungen wird bekanntlich mit Recht für besonders wichtig gehalten, und deshalb dürfte es am Platze sein, hier einige Worte über sie einzufügen. Leider sind bei dem Fortschritt, den die Eiweiß-

chemie in den letzten Jahren durch die Bemühungen der physiologischen Chemiker (vgl. die zusammenfassenden Darstellungen von HAMMARSTEN 1895, COHNHEIM 1900, KOSSEL 1901, HOFMEISTER 1902) gemacht hat, die pflanzlichen Eiweiße viel weniger berücksichtigt worden, als die tierischen. So kommt es, daß wir von sehr wichtigen Eiweißen des Tierreiches nicht einmal wissen, ob sie auch im Pflanzenreich vorkommen, und über etwaige Besonderheiten der Pflanzeneiweiße sind wir erst recht wenig orientiert. Dementsprechend müssen also die folgenden Bemerkungen, denen wir namentlich die Arbeit COHNHEIMS zugrunde legen, recht lückenhaft ausfallen.

Die Eiweiße oder Proteinsubstanzen sind nicht wie die Kohlehydrate oder die Fette durch einige Formeln leicht zu charakterisieren. Es gehen in ihren Aufbau meist 5 Elemente ein: H, O, N, C, S; dazu kann noch P kommen. Das Mengenverhältnis dieser Elemente wechselt sehr und mit Angaben über den prozentischen Anteil der einzelnen ist sehr wenig gewonnen. Gemeinsam sind aber den Proteinsubstanzen gewisse physikalische Eigenschaften, chemische Reaktionen und vor allen Dingen ähnliche Abbauprodukte; daraus darf man schließen, daß es sich um eine natürliche Klasse von Verbindungen handelt und nicht etwa um das Ueberbleibsel der organischen Chemie, das in anderen besser studierten Gruppen nicht untergebracht werden kann.

In physikalischer Hinsicht ist vor allen Dingen der *colloidale* Zustand der Eiweißkörper hervorzuheben. Zweifellos wegen der besonderen *Größe* ihres Moleküls sind die Eiweißkörper i. a. nicht imstande, durch tierische Häute oder durch Pergament zu *diffundieren*. Trotzdem können sie als *echte Lösungen* auftreten. Aber ihre Lösungen haben die Eigentümlichkeit, nicht sehr haltbar zu sein; schon durch geringfügige Ursachen wird das Eiweiß ausgefällt, und sehr häufig ist mit dieser Koagulation eine starke Veränderung verbunden; die Ausfällung ist zwar *quellbar*, aber ihre abermalige Lösung ist ohne tiefgreifende chemische Veränderung nicht mehr möglich. Solche Fällungen werden erzielt: durch Alkohol, durch Siedehitze, durch starke Mineralsäuren, sowie durch die sog. Alkaloidreagentien (Phosphorwolframsäure, Gerbsäure etc.). Dagegen kann man durch Aussalzen (besonders mit Ammoniumsulfat) die Eiweißkörper in eine feste, manchmal sogar in die kristallinische Form überführen, ohne sie chemisch zu verändern; das ausgesalzene Eiweiß bleibt also löslich.

Als Reagentien für Eiweißkörper können einmal die eben genannten fällenden Mittel verwendet werden, andrerseits gibt es gewisse Farbenreaktionen, von denen einige der wichtigsten angeführt werden müssen:

1. Durch Natronlauge und einige Tropfen einer schwachen Kupfersulfatlösung entsteht eine blauviolette bis rote Färbung (*Biuretreaktion*).

2. Erwärmen mit starker Salpetersäure gibt Gelbfärbung (*Xanthoproteinreaktion*).

3. Kochen mit einer Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxyd, die etwas salpetrige Säure enthält, gibt eine rosa bis schwarzrote Färbung (MILLONS Reaktion).

4. Zusatz von alkoholischer α-Naphthollösung und von konz. Schwefelsäure gibt eine violette Färbung (MOLISCHS Reaktion).

5. Beim Kochen mit Natronlauge und einem Bleisalz entsteht ein schwarzer Niederschlag (Schwefelbleireaktion).

Die angeführten Reaktionen kommen, abgesehen von der Biuretprobe, nicht durch das Eiweißmolekül im ganzen zustande, sondern durch einzelne Bestandteile desselben, und es weist z. B. die Millonsche Reaktion auf einen anderen Eiweißbestandteil hin als die Schwefelbleireaktion, diese auf einen anderen als die Molischsche. Man unterscheidet nämlich im Eiweißmolekül eine Anzahl von „Kernen" und man hat diese durch Studium der Eiweißspaltung näher kennen gelernt. Besonders hat die hydrolytische Spaltung wertvolle Resultate ergeben, weil sie offenbar keine tiefgreifende Veränderung der Spaltungsprodukte veranlaßt. Eine hydrolytische Spaltung kann sowohl durch siedende Mineralsäuren als auch durch Enzyme (Proteasen; vgl. Vorl. 12 u. 13) herbeigeführt werden; die Produkte sind ähnliche und wir halten uns hier hauptsächlich an die Enzymwirkung. Das Eiweiß wird durch die proteolytischen Enzyme zuerst in kleinere Moleküle übergeführt, die noch manche Eiweißeigenschaften besitzen; es entstehen zunächst die Albumosen, die nicht mehr koagulierbar, aber noch durch Aussalzen fällbar sind; aus ihnen bilden sich dann die Peptone, denen schon die Aussalzbarkeit abgeht, die aber noch die Biuretprobe geben. Alle weiteren Spaltungsprodukte zeigen dann keine Biuretreaktion mehr, sind also auch kein Eiweiß mehr; Albumosen und Peptone kann man noch zum Eiweiß rechnen, obwohl manche Peptone keinen Schwefel mehr enthalten. Unter den weiteren Spaltungsprodukten müssen wir also zunächst eine S enthaltende Gruppe erwarten. In welcher Form diese bei der Einwirkung von Enzymen auftritt, scheint noch nicht ganz festgestellt zu sein; das Cystin ($C_6 H_{12} N_2 S_2 O_4$) dürfte sich bei Pflanzen kaum finden; vielmehr bilden sich da anscheinend direkt Sulfate. — Unter den schwefelfreien Eiweißkernen können wir dann folgende unterscheiden (Hofmeister 1902):

I. aus der Fettreihe:
   1. Der Guanidinrest — $CNH . NH_2$,
   2. Aminosäuren,
      a) Monaminosäuren:
         Leucin, Glykokoll, Alanin, Asparaginsäure, Glutaminsäure,
      b) Diaminosäuren:
         Ornithin (das mit Guanidin vereinigt das Arginin liefert), Lysin, Histidin,
   3. Kohlehydratkern.

II. aus der aromatischen Reihe:
   1. Tyrosin,
   2. Phenylalanin.

III. heterozyklische Kerne:
   1. Pyrrolgruppe,
   2. Indolgruppe,
   3. Pyridingruppe.

Nachdem wir diese Uebersicht gewonnen haben, können wir nachtragen, daß von den oben genannten Eiweißreaktionen die Xanthoprotein- und die Millonsche Reaktion auf den Tyrosinkern, die Molischsche Reaktion auf Kohlehydrate, die Schwefelbleireaktion auf

den schwefelhaltigen Kern hinweist; nur die Biuretreaktion kommt dem ganzen Eiweißmolekül zu.

Die Einteilung der Eiweißkörper, die gegenwärtig üblich ist, ist eine provisorische; anstatt auf die Konstitution gründet sie sich mehr auf Löslichkeit, Fällbarkeit etc. Für unsere Zwecke wird die folgende Zusammenstellung genügen:

I. Echte Eiweißkörper.
   1. Albumine. Sie sind in reinem Wasser löslich und konnten vielfach kristallisiert werden.
   2. Globuline. In reinem Wasser unlöslich. Löslich in verdünnten neutralen Salzlösungen; aus diesen durch Entfernen der Salze unverändert fällbar.
   3. Nucleoalbumine. Durch Phosphorgehalt ausgezeichnet.

II. Proteide. Verbindungen des Eiweißes mit anderen Körpern; also noch komplizierter als die echten Eiweiße.
   1. Nucleoproteide. (Verbindungen von Eiweiß und „Nuclein"; besonders im Zellkern.)
   2. Hämoglobine. (Verbindungen von Eiweiß und Hämatin: ein Spaltungsprodukt des Hämatins ist das Hämatoporphyrin, das S. 133 erwähnt wurde.)

III. Glutinoide. Körper, die einfacher gebaut sind als das typische Eiweiß, denen also einzelne Eiweißkerne fehlen.

Soweit bekannt, gehören die in der Pflanze auftretenden echten Eiweißkörper vorzugsweise zu den Globulinen und Nucleoalbuminen. Albumine sind jedenfalls selten. Mit der schweren Löslichkeit des pflanzlichen Eiweißes, auf die vor kurzem noch WINTERSTEIN (1901) aufmerksam gemacht hat, dürfte es wohl zusammenhängen, daß manchmal Eiweiß in der Pflanze ganz vermißt worden ist, z. B. bei Vaucheria KUNKEL 1883; wir vermuten, daß eine Extraktion mit Barytlösung, 20-proz. Salzsäure etc., wie sie WINTERSTEIN anwandte, auch in solchen Fällen zur Auffindung von Eiweiß führen dürfte.

Doch kehren wir jetzt wieder zurück zu unserer Hauptfrage, wo und wie werden Salpetersäure und Ammoniak in der grünen Pflanze assimiliert?

Die im Boden vorhandene Salpetersäure durchdringt offenbar das Protoplasma und wird vielleicht in verdünnter Lösung besonders gut von der Wurzel aufgenommen. In manchen Pflanzen findet man dann auch Salpetersäure in solchen Mengen, daß ihr Nachweis keine Schwierigkeiten macht. Wenn sie sich dagegen bei [illegible] dem mikrochemischen Nachweis entzieht, so kann [illegible] eine sofortige Verarbeitung in den Wurzelzellen ge[illegible] Nebenumstände können die Salpeter[illegible] verhindern. Von Kulturpflanzen [illegible] Tabak, Rübe, Sonnenblume. [illegible] letzteren macht der Salpeter [illegible] Noch mehr Salpeter findet [illegible] diesen schließen sich eine ganze [illegible] Urtica u. a. an. Das [illegible] Wurzel vorkommen, weniger [illegible] Auch nimmt der Ge[illegible] der Fruchtbildung wieder [illegible] wie FRANK 1888 ge-

zeigt hat, nur dann Salpeter, wenn sie ihn durch die Wurzeln aufnehmen; wenn sie in N-freier oder ammoniakhaltiger Nährlösung gezogen werden, fehlt ihnen das Nitrat vollkommen. Daraus geht also mit Sicherheit hervor, daß das Nitrat nicht, wie Berthelot u. André (1884) glaubten, in der Pflanze gebildet wird, sondern daß es von außen aufgenommen und bis zum Verbrauche gespeichert wird. Eine solche Speicherung von Salpeter findet aber durchaus nicht überall statt; manche Pflanzen nehmen offenbar nur soviel auf, als sie verarbeiten können. Bei der Verarbeitung der Salpetersäure handelt es sich in letzter Linie meistens um die Bildung von Proteinsubstanzen, und dazu ist die Vereinigung des stickstoffhaltigen Materials mit kohlenstoffhaltigem vor allen Dingen notwendig. Man betrachtet allgemein die Kohlehydrate als die Stoffe, die den Kohlenstoff bei der Eiweißbildung liefern, aber es kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß auch andere organische Substanzen, zumal auch Benzolderivate, zu diesem Zweck Verwendung finden dürften. Ueber das erste Produkt der Vereinigung von N und C-haltiger Substanz fehlt es noch ganz an sicherer Erfahrung. Treub (1895) suchte für Pangium edule die Blausäure als dieses erste Assimilationsprodukt zu erweisen. Uns scheint sein Beweis für die genannte Pflanze nicht ganz stichhaltig, und eine Uebertragung der Hypothese auf andere Pflanzen kaum angängig.

Auch auf die Frage, wo die Assimilation der Nitrate, also die Eiweißbildung vor sich geht, läßt sich zurzeit keine sichere Antwort geben, doch neigt man wohl allgemein zu der Ansicht, daß alle Pflanzenzellen dazu befähigt seien. Von vielen Forschern ist aber darauf hingewiesen worden, daß in den Laubblättern besonders viel Eiweiß entstehe und namentlich Schimper (1888, 1890) hatte nachweisen wollen, daß die N-assimilation gerade wie die C-assimilation an das Chlorophyll und das Sonnenlicht gebunden sei.

Von den Versuchen, die für ihn entscheidend waren, heben wir folgende hervor (1888). Die Blätter von Pelargonium zonale lassen gewöhnlich einen reichlichen Nitratgehalt erkennen, und dieser kann durch Aufenthalt im Dunkeln oder bei mäßiger Beleuchtung noch gesteigert werden, er verschwindet aber in intensivem Sonnenlicht in wenigen Tagen. Chlorophyllfreie Teile des Blattes — die ja bei gewissen Gartenpelargonien vorkommen — zeigten keine Veränderung ihres Nitratgehaltes am Licht, und an den Luftwurzeln von Tradescantia Selloi war ebensowenig eine solche wahrzunehmen. Weiter weist Schimper auf das Entstehen großer Mengen von oxalsaurem Kalk in beleuchteten Blättern hin, die mit Kalknitrat versehen wurden, und nimmt an, die im Stoffwechsel erzeugte Oxalsäure trete an Stelle der verschwindenden Salpetersäure und binde den Kalk.[1]) — An der Tatsache, daß in stark beleuchteten Blättern eine intensive Eiweißbildung stattfinde, wird man kaum zweifeln wollen; die Wirkung des Sonnenlichtes und des Chlorophyllkornes kann aber trotzdem eine ganz indirekte sein; sie kann damit zusammenhängen, daß bei der C-assimilation Kohlehydrate entstehen, die am Entstehungsort reichlicher vorhanden sind, als an anderen Stellen, wo sie erst hingeleitet werden müssen; auch kann ihre chemische Konstitution in

[1]) Zu dieser Auffassung über die Bedeutung der Oxalsäure vgl. man Benecke, Botan. Ztg. 1903; im übrigen sei auf Vorl. 16 verwiesen.

der C-assimilierenden Zelle eine günstigere sein, als anderwärts; schließlich wäre auch möglich, daß es bei Gegenwart von Nitraten in der chlorophyllhaltigen Zelle sofort zur Eiweißbildung käme, ein Teil der C-assimilate also überhaupt gar nicht erst in Gestalt von Kohlehydrat auftrete. Jedenfalls hat SCHIMPER nicht gezeigt, daß in chlorophyllfreien Teilen der Pflanze und im Dunkeln eine Eiweißbildung unmöglich ist, und in neuerer Zeit mehren sich die Angaben, daß auch im Dunkeln eine Nitratassimilation stattfinden könne. So fand ZALESKI (1900) bei Helianthusblättern, die im Dunkeln auf KNOPscher Nährlösung kultiviert wurden, reichliche Eiweißbildung, wenn er ihnen gleichzeitig viel Laevulose (4 Proz.) darbot, während ohne Zuckerzusatz eine Abnahme des Eiweißes beobachtet wurde. SUZUKI (1898) machte die gleichen Erfahrungen mit Gerste, die bei Zufuhr von Glykose oder Rohrzucker im Dunkeln aus Nitrat Eiweiß bildet. Freilich fehlt es auch nicht an Untersuchungen, die zum gegenteiligen Resultat gekommen sind, und eine auf breiter Basis ruhende experimentelle Behandlung unserer Frage steht noch aus; doch wird man auf die Analogie mancher Pilze hinweisen dürfen, die sicher aus Nitrat im Dunkeln Eiweiß bilden, und wird deshalb diese Fähigkeit den Phanerogamen nicht absprechen wollen.

Auch die Aufnahme von Ammoniaksalzen in unzersetztem (nitrifiziertem) Zustand ist sicher gestellt. Wenn es trotzdem nirgends zu einer nennenswerten Anhäufung derselben kommt, so wird das damit zusammenhängen, daß sie rasch weiter verarbeitet werden. Eine schnelle Verarbeitung der Ammoniaksalze aber dürfte wegen deren Giftigkeit von Bedeutung sein. Bei der Weiterverarbeitung des Ammoniaks kann es sich sowohl um die Bildung von Eiweiß, als auch um die Entstehung einfacherer N-haltiger Körper handeln, auf welche wir alsbald zurückkommen. Bei der Eiweißbildung aus NH_3 tritt wieder dieselbe Frage auf, [illegible] wir oben bei Besprechung der Salpetersäure [illegible] lassen mußten, die Frage nach der Mitwirkung des [illegible] als Licht für unentbehrlich; HANSTEENS [illegible] Bildung von Eiweiß aus [illegible] geeigneten Kohlehydrate [illegible] sehr geeignet. Rohrzucker [illegible] aber seine Schlußfolge- [illegible] Es sind also auch hier [illegible]

[illegible] der Assimilation [illegible] einem naheliegenden [illegible] daß bei der [illegible] um aus Kohlen- [illegible] zu formieren. Es [illegible] auch zur Eiweiß- [illegible] der Ammoniak ein Ener- [illegible] auseinander- [illegible] Synthese ver- [illegible] nur am [illegible] der Sonne als [illegible] aber nicht der [illegible] und [illegible] können, die [illegible] oxydiert

werden. Bei Besprechung der Atmungsprozesse werden wir hierauf des näheren zurückkommen, an dieser Stelle wollen wir nur das eine festhalten: die Synthese der Kohlehydrate der grünen Pflanze ist zweifellos eine Photosynthese; die Sonne liefert für sie die nötige Energie; die Synthese des Eiweißes müssen wir dagegen wenigstens in gewissen Fällen als eine „Chemosynthese" betrachten. Es leuchtet schon jetzt ein, daß die Eiweißbildung ohne die Kohlehydratbildung nicht möglich ist, daß also in letzter Linie auch bei jeder Eiweißsynthese das Sonnenlicht — freilich indirekt — mitwirkt.

Da bei der Zerlegung der Eiweißkörper, sowohl im Innern der Pflanze wie beim Kochen mit Säure außerhalb, stets die S. 169 genannten stickstoffhaltigen Spaltungsprodukte auftreten, so liegt es nahe, anzunehmen, daß die Bildung derartiger Körper, die wir als Amidosubstanzen bezeichnen wollen, der Eiweißbildung vorausgeht. In der Tat sind sie auch, vor allem das Asparagin, in weiter Verbreitung in der Pflanze nachgewiesen, doch konnte bisher nie festgestellt werden, ob sie primär als Vorläufer des Eiweißes aus NH_3 oder HNO_3 entstanden sind, oder sekundär durch Zerspaltung fertigen Eiweißes. Wenn z. B. Frank und Otto (1890) allgemein die Blätter am Abend nach Beleuchtung reicher an Asparagin finden als am Morgen, so kann man daraus durchaus nicht auf eine synthetische Entstehung des Asparagins schließen; ebensogut kann es ja auch infolge vermehrten Eiweißgehaltes und im Zusammenhang damit stehender vermehrter Zerspaltung des Eiweißes aufgetreten sein. Indes wären wohl Bedingungen möglich, die eine Entscheidung darüber gestatteten, ob die gefundenen Amidosubstanzen durch Abbau eines komplizierten Moleküls, oder durch Aufbau aus einfacheren Stoffen entstanden sind. Vielleicht bietet die Untersuchung solcher Blätter, die durch Abtrennung von der Pflanze an der Ableitung des gebildeten Eiweißes verhindert sind, beim Vergleich mit normalen Blättern schon gewisse Anhaltspunkte in dieser Hinsicht. Aussichtsvoller dürfte es sein, wenn man den Blättern eine ausgiebige Assimilation des Kohlenstoffes und Stickstoffes gestattet, aber dennoch die Eiweißbildung unmöglich macht. Zum Eiweiß gehört ja unter allen Umständen auch noch der Schwefel; und wenn dieser auch nur in geringen Mengen beansprucht wird, so ist es vielleicht doch möglich, durch Entziehung der Sulfate eine ausgiebigere Bildung von Amidosubstanzen im Laubblatt zu erzielen, eventuell sogar ein nachträgliches Zusammentreten derselben zu Eiweiß durch Sulfatzufuhr zu erzielen. Versuche in dieser Richtung wären jedenfalls erwünscht.

Bei der gegenwärtigen Sachlage ist es aber von Interesse zu wissen, daß mehrfach die Fähigkeit der Pflanze, aus den genannten und anderen organischen N-substanzen Eiweiß zu bilden, festgestellt ist. Es liegen ältere Versuche vor (Lit. bei Pfeffer Phys. I, 397), in denen den Pflanzen anstatt NH_3 oder HNO_3 in Wasserkultur folgende Substanzen geboten wurden: Harnstoff, Glykokoll, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Guanin, Kreatin, Hippursäure, Harnsäure; in neuerer Zeit (Lutz 1899) sind dazu noch Acetamid sowie Methyl-, Aethyl- etc. Amylamin gekommen. Diese Stoffe konnten, wenn auch nicht alle gleich gut, den Stickstoffbedarf der Pflanze decken. Es fand eine erhebliche Vermehrung der Trockensubstanz statt, es muß also aus diesen N-haltigen Körpern Eiweiß gebildet worden sein. Es steht

aber fest, daß der Uebergang zum Eiweiß nicht immer direkt, sondern manchmal erst nach vorhergehender Spaltung stattfindet. Ganz sicher ist das z. B. für die Hippursäure; sie wird in Benzoesäure und Glykokoll gespalten und nur das Glykokoll wird weiter verwendet. Alle diese Stoffe werden aber auch leicht durch die Wirkung von Mikroorganismen in Ammoniak verwandelt. Wenn nun auch mehrfach hervorgehoben wurde, daß in bestimmten Versuchen eine Ammoniakbildung nicht nachgewiesen werden konnte, so beweist das doch noch lange nicht, daß sie auch nicht stattfand. Es können ja die Ammoniakmengen, in dem Maße als sie auftraten, sofort von den Pflanzen absorbiert worden sein. An eine systematische Ausschließung der Mikroorganismen hat man bei der Mehrzahl dieser Untersuchungen gar nicht gedacht; die Experimente von LUTZ aber, die unter aseptischen Kautelen ausgeführt wurden, haben wieder andere Fehler (vgl. SCHULZE 1902). Trotz alledem kann man an der Verarbeitung von Amidosubstanzen zu Eiweiß in der Pflanze gar nicht zweifeln. Wir werden in Vorlesung 13 und 14 hören, daß die Pflanze solche Stoffe im eignen Stoffwechsel produziert und wieder zu Eiweiß regeneriert. Sowohl in diesem Fall, wie in den älteren Wasserkulturen findet die Verarbeitung der Amidostoffe am Licht statt. Wir haben also noch zu untersuchen, ob sie auch im Dunkeln möglich ist. Nach den Untersuchungen HANSTEENS (1898) ist das in der Tat der Fall.

HANSTEEN führte seinen Versuchspflanzen Kohlehydrate und Stickstoff von außen zu, entweder, indem er sie auf den betreffenden Lösungen kultivierte (Lemna minor), oder indem er die Lösungen durch Wunden in die Pflanze einpreßte. Es ist namentlich im ersteren Fall schwer verständlich, wie er Mikroorganismen ausschließen konnte. Leider hat er seine Versuche auch nur wenige Tage fortgeführt, so daß sie keinen Aufschluß geben, ob ein dauerndes Gedeihen unter diesen Umständen möglich ist; vor allen Dingen aber hat er sich ausschließlich mikrochemischer Methoden bedient, das Eiweiß also mit Jod oder mit MILLONS Reagenz nachgewiesen. Wie unsicher aber ein derartiger Nachweis ist, zumal wenn er quantitativen Charakter haben soll, das ist bekannt. Wenn demnach also HANSTEENS Versuche nicht gerade fest fundiert erscheinen [1], so müssen wir doch seine Resultate, da Besseres nicht vorliegt, hier anführen. Er fand:

1. Aus Harnstoff entsteht im Dunkeln ebensogut mit Rohrzucker wie mit Glykose Eiweiß;

2. Asparagin, Glutamin und ebenso, wie früher erwähnt Ammonverbindungen bilden nur bei Gegenwart von Glykose und

3. Glykokoll nur mit Rohrzucker Eiweiß;

4. Nitrate, Leucin, Alanin, Kreatin geben mit den geprüften Kohlehydraten überhaupt kein Eiweiß; es finden sich aber vielleicht noch Kohlehydrate, die auch diese Körper in Eiweiß zu transformieren vermögen.

Das Hauptresultat HANSTEENS, daß im Dunkeln aus Amidosubstanzen und Kohlehydraten Eiweiß sich bildet, will MALINIAK (1900) auf dem Wege der quantitativen Analyse bestätigt haben. Sie gibt an, bei Maiskeimlingen, die des Endosperms beraubt waren, und bei etiolierten Fabablättern im Dunkeln auf Kosten von Asparagin eine

[1] Vielleicht ist auch die Angabe EFFRONTS (GREEN-WINDISCH, 1901, S. 166), wonach Asparagin die Diastasewirkung beschleunigt, von Wichtigkeit für die Beurteilung der HANSTEENschen Versuche. Vgl. S. 184.

Eiweißbildung beobachtet zu haben. Die Zahlen, die das beweisen sollen, sind keineswegs sehr überzeugend, auch sind die Versuche, wie so oft, zu sehr en miniature ausgeführt worden. Im Gegensatz zu HANSTEEN findet sie aber diese Eiweißbildung aus Asparagin ebensogut bei Zusatz von Glykose wie von Rohrzucker. In einer Reihe von Arbeiten konnte neuerdings durch ZALESKI (1901), IWANOFF (1901, a) auf dem exakten Wege der chemischen Analyse gezeigt werden, daß in ruhenden und austreibenden Zwiebeln, Knollen und Wurzeln ohne Stickstoffaufnahme von außen, also ohne Stickstoffzunahme, auch im Dunkeln eine Eiweißbildung stattfindet. Woraus diese Eiweißkörper entstehen, ist nicht ganz sicher gestellt, aller Wahrscheinlichkeit nach aber entstammen sie den Amidosubstanzen.

Aus dem Gesagten ist zu entnehmen, wie wenig solid noch unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete sind, wie notwendig hier noch eine „klassische" Arbeit ist. Auf Grund der jetzt vorliegenden Literatur läßt sich kein abgeschlossenes einheitliches Bild der Stickstoffassimilation entwerfen, das ist schon hervorgehoben worden. Eine eingehende Aufdeckung der zahlreich bestehenden Widersprüche in der jetzigen Literatur kann aber hier nicht beabsichtigt werden, und deshalb ist auch vielleicht manche Arbeit gar nicht erwähnt worden, die später von großer Wichtigkeit werden kann.

So wie der Kohlenstoff und Stickstoff, so werden auch die notwendigen Aschensubstanzen in der Pflanze „assimiliert"; wenigstens müssen wir für die Mehrzahl derselben einen Uebergang in organische Bindung für wahrscheinlich halten. Da wir aber vielfach noch ganz im unklaren darüber sind, welche organische Substanzen die einzelnen Aschenelemente notwendig bei ihrer Assimilation brauchen, so kann an eine Behandlung der Assimilation der Mehrzahl der Aschensubstanzen zurzeit gar nicht gedacht werden, und wir wollen nur kurz unsere Kenntnisse über die Assimilation des Schwefels und des Phosphors hier zusammenfassen. Diese müssen hier behandelt werden, weil der Schwefel allen, der Phosphor gewissen Proteinsubstanzen zukommt.

Die Quelle des Eiweißschwefels bilden die von der Wurzel aufgenommenen Sulfate und nur diese. Sie müssen, das steht fest, bei der Eiweißbildung reduziert werden; aber wo und unter welchen Bedingungen diese Reduktion erfolgt, das wissen wir nicht. Eine Schwierigkeit, die sich schon beim Studium der Stickstoffassimilation geltend macht, tritt uns bei der Untersuchung der Schwefelassimilation in erhöhtem Maße entgegen: die Hälfte des Eiweißes besteht aus Kohlenstoff, 15—19 Proz. kommen auf den Stickstoff, aber nur 0,4 bis etwa 2 Proz. anf den Schwefel. Wenn wir mit HOFMEISTER (vgl. COHNHEIM 1900) dem Serumalbunim die Formel

$$C_{450}\,H_{720}\,N_{116}\,S_6\,O_{140}$$

zuschreiben und die Annahme machen, ähnliche Eiweißkörper entständen auch in der Pflanze, so könnte erst auf 75 Moleküle C ein Molekül S assimiliert werden. Der Verbrauch an Sulfaten bei der Eiweißbildung muß also notwendigerweise ein sehr geringer sein. SCHIMPER (1890) möchte die Assimilation der Schwefelsäure auch im Chlorophyll unter Mitwirkung der Sonne vor sich gehen lassen; seine Annahme ist aber keineswegs begründet, es dürften im wesentlichen die gleichen Verhältnisse herrschen wie in bezug auf die Assimilation der Salpetersäure. — Auch der Phosphor gehört mit in das Molekül gewisser Eiweißkörper; er ist nur als Phosphat brauchbar

und es wird, wie es scheint, das Molekül der Phosphorsäure ohne wesentliche Aenderung, jedenfalls ohne Reduktion, dem Eiweißmolekül einverleibt. Nach POSTERNAK (1900) soll die P-assimilation im Laubblatt in der Weise vor sich gehen, daß Formaldehyd direkt mit Phosphorsäure zusammentritt. Die so entstehende Oxymethylphosphorsäure ($H_3 PO_4 — CH_2 O$) hat POSTERNAK tatsächlich in Pflanzen aufgefunden, doch ist es noch fraglich, ob sie ein erstes Assimilationsprodukt vorstellt (vgl. IWANOFF 1901 b). Neben den phosphorhaltigen Eiweißkörpern, den Nucleoalbuminen und Nucleoproteinen, findet sich übrigens die Phosphorsäure noch in den S-freien Lecithinen, deren weite Verbreitung im Pflanzenreich konstatiert ist (SCHULZE 1894) und die nach STOKLASA (1898) ebenfalls im chlorophyllhaltigen Blatt entstehen sollen. Auch der Schwefel ist nicht auf das Eiweiß beschränkt, er findet auch zum Aufbau anderer Substanzen von beschränktem Vorkommen z. B. dem Senföl $C_3 H_5 NCS$ der Cruciferen, dem Schwefelallyl $C_3 H_5 S$ der Alliumarten, Verwendung, und ebenso wird der Stickstoff nicht nur zur Bildung von Eiweiß und dessen Vorstadien, sondern auch sonst gebraucht, z. B. für die weitverbreiteten Alkaloide und gewisse Glykoside. Da über die Bildung dieser Substanzen so gut wie nichts bekannt ist, so verbietet sich ein weiteres Eingehen auf sie an dieser Stelle von selbst.

Als Resultat der letzten Vorlesungen können wir folgende Sätze aufstellen:

Die grünen Pflanzen benutzen als Kohlenstoffquelle ausschließlich die Kohlensäure der Luft, und sie verarbeiten dieselbe im Chlorophyll unter dem Einfluß des Sonnenlichtes zu Kohlehydraten, von denen die Stärke als ein besonders auffallendes Produkt hervorgehoben werden muß; als Stickstoffquelle dient ihnen in erster Linie die Salpetersäure, aus welcher unter Mitwirkung der Kohlehydrate vor allem die Eiweißkörper gebildet werden. So viel wir wissen, sind die meisten Zellen zur Eiweißsynthese befähigt, zu deren Ausführung auch kein Sonnenlicht nötig ist; es ist aber wahrscheinlich, daß ein sehr großer Teil der Eiweißstoffe tatsächlich in den Blättern gebildet wird. Durch ihre Fähigkeit, Kohlensäure und Salpetersäure zu assimilieren, stellt sich nun aber die grüne Pflanze in einen Gegensatz zum höheren Tier, das weder Kohlehydrate noch Eiweiß aus so einfachen Verbindungen zu bilden vermag. Es wäre aber total verkehrt zu glauben, mit dieser Tatsache sei ein fundamentaler Gegensatz zwischen Tier und Pflanze konstatiert, und deshalb soll schon hier hervorgehoben werden, daß es Pflanzen gibt, die andere Ansprüche machen, z. B. solche, die nicht imstande sind Eiweiß aus Nitraten zu bilden, oder solche, die präformierte Kohlehydrate bedürfen; andrerseits ist es wahrscheinlich, daß ein genaueres Studium niederer Tiere zu dem Resultat führen wird, daß auch in der Tierwelt Typen existieren, die in ihrer Ernährung sich mehr oder weniger an die grüne Pflanze anschließen.

Literatur zu Vorlesung 11.

BAUMANN. 1887. Versuchsstationen **33**, 247.
BERTHELOT et ANDRÉ. 1884. Compt. rend. **99**, 683.
BOUSSINGAULT. 1860. Agronomie Bd. I.
1861. Agronomie Bd. II.
COHNHEIM. 1900. Chemie d. Eiweißkörper. Braunschweig. (Roscoe-Schorlemmer. Lehrb. d. Chemie Bd. IX.)

Emmerling. 1884. Versuchsstat. **30**, 109.
— 1887. Versuchsstat. **34**, 1.
— 1900. Versuchsstat. **54**, 215.
Frank. 1888. Landw. Jahrb. **17**, 421.
Frank u. Otto. 1890. Ber. D. botan. Gesellsch. **8**, 331.
Green-Windisch. 1901. Die Enzyme. Berlin.
Hammarsten. 1895. Lehrb. d. physiol. Chemie. Wiesbaden, 4. Aufl.
Hansteen. 1899. Jahrb. wiss. Bot. **33**, 417.
Hofmeister. 1902. Ascher-Spiro, Ergebnisse d. Physiologie **1**, 1 (Biochemie), 759.
Iwanoff. 1901,a. Versuchsstationen **55**, 78.
— 1901,b. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 355.
Kerner. 1887. Pflanzenleben **1**, 60.
Kossel. 1901. Ber. d. chem. Ges. **34**, 3214.
Laurent, Marchal et Carpiaux. 1896. Bull. Acad. Belg. III. **32**, 12.
Liebig. 1840. D. organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur.
Lutz. 1899. Annales sc. nat. VII, **7**, 1.
Maliniak, Marie. 1900. Revue de bot. **12**, 337.
Mayer, Ad. 1901. Agrikulturchemie 5. Aufl. Heidelberg.
Mazé. 1900. Annales Instit. Pasteur **14**, 26.
Molisch. 1887. Sitzungsber. Wiener Akad. Math. nat. Cl. **95**, I, 221.
Pitsch. 1887—96. Landw. Jahrb. **34**, 217; **42**, 1; **46**, 357.
Posternak. 1900. Revue gén. de botan **12**, 5.
Reinke. 1883. Zit. nach Theoret. Biologie (1901), S. 236.
Schimper. 1888. Bot. Ztg. **46**, 65.
— 1890. Flora **73**, 207.
Schlössing. 1874. Compt. rend. **78**, 700.
Schulze. 1894. Versuchsstationen **43**, 367.
— 1902. Versuchsstationen **56**, 97.
Stoklasa. 1898. Zeitschr. f. physiol. Chemie **25**, 398.
Suzuki. 1898. Botan. Centralbl. **75**, 289.
Treub. 1895. Annales Jardin Buitenzorg **13**, 1.
Winterstein. 1901. Ber. d. bot. Ges. **19**, 326.
Zaleski. 1900. Botan. Centralbl. **87**, 277.
— 1901. Ber. d. bot. Ges. **19**, 331.

Vorlesung 12.

Die Verwendung der Assimilate I.

Die Enzym-Lösung der Stärke im Samen.

Nicht jede Zelle einer höheren Pflanze entwickelt Chlorophyll; schon in den Blattstielen und den meisten Stengeln tritt dieses an Masse gegenüber dem farblosen Protoplasma sehr zurück; in den unterirdischen Teilen, Wurzeln, Rhizomen etc. fehlt es ganz. Chlorophyllfreie Zellen sind aber, wie wir gesehen haben, durchaus nicht imstande, Kohlehydrate aus Kohlensäure zu bilden; sie müssen sie also aus grünen Zellen beziehen. Somit ergibt sich als notwendige Folgerung der Schluß: die Assimilate des Laubblattes müssen aus diesem auswandern, um anderwärts Verwendung zu finden. Das gilt zunächst freilich nur für die Kohlehydrate, denn mit Hilfe von diesen können ja — aller Wahrscheinlichkeit nach — in chlorophyllfreien Zellen auch im dunkeln Eiweißstoffe gebildet werden; wenn diese aber tatsächlich im Laubblatt schon in großer Menge entstehen, so werden sie sich vermutlich ebenfalls an der Wanderung

beteiligen. Auch aus anderen Gründen kann man auf eine Auswanderung von Assimilaten aus den Blättern schließen: Die Blätter sind in ihrem ersten Stadium der Entwicklung noch farblos, sie müssen also die zu ihrem Wachstum nötigen organischen Stoffe von außen beziehen; später, nach Ausbildung des Chlorophylls, beginnen sie mit der Kohlenstoffassimilation, und man wird vermuten dürfen, daß sie dann die Assimilate zunächst zu ihrem eigenen Aufbau verwenden; nach kurzer Zeit aber ist ein Stadium erreicht, in dem das Blatt seine definitive Größe erlangt hat — was sollte nun aus den Assimilaten werden, wenn sie nicht abgeleitet werden? Der Raum im Chlorophyll ist ein beschränkter, bei einer gewissen Anhäufung von Stärke in ihm wird erfahrungsgemäß die Assimilation unterdrückt. Tatsächlich kommt es aber unter gewöhnlichen Umständen nicht zu einer solchen schädlichen Anhäufung von Stärke, weil diese abgeleitet wird. Wir werden in der nächsten Vorlesung sehen, daß oft im Laufe einer einzigen Nacht ein zuvor mit Stärke erfülltes Blatt stärkeleer wird; der Umstand, daß am abgeschnittenen Blatt die Stärke nicht verschwindet, zeigt, daß es sich bei der Entleerung des normalen Blattes um eine wirkliche Ableitung durch den Blattstiel in den Stamm, nicht um eine Verarbeitung im Blatt selbst handelt.

Die Stärke ist aber ein fester, gänzlich unlöslicher Körper, der demnach weder aktiv noch passiv Wanderungen von Zelle zu Zelle ausführen kann. Wenn „Stärke wandert", so ist das nur möglich, nachdem sie zuvor chemisch verändert, in ein lösliches Kohlehydrat verwandelt worden ist. Nichts steht nun fester als die Tatsache, daß aus dem assimilierenden Laubblatt sich ein Strom von gelösten organischen Substanzen zu den nicht mit C-assimilation begabten Teilen der Pflanze hinzieht. Sehen wir zu, welche Verwendung diese Substanzen finden, so können wir mehrere Funktionen derselben aufdecken, von denen für uns folgende die wichtigsten sind:

1. Die Laubblattassimilate fungieren als Baustoffe; sie wandern dahin, wo die Pflanze ihren Körper weiter baut, also zu den Vegetationspunkten des Stammes und der Wurzel, sowie zum Cambium. Dort beteiligen sie sich am Aufbau neuer Zellen.

2. Die Laubblattassimilate fungieren als Reservestoffe; d. h. sie werden am Entstehungsort oder — nach Auswanderung — an einer anderen Stelle der Pflanze eine Zeitlang magaziniert, um dann erst später, etwa zum Aufbau oder zu anderen Zwecken, Verwendung zu finden.

3. Die Laubblattassimilate werden oxydiert und werden dadurch wieder in einfache anorganische Stoffe umgewandelt, wie sie dem Laubblatt zur Bildung der organischen Substanz zur Verfügung standen. Eine solche rückschreitende Metamorphose ist zum Betrieb der Lebensprozesse in der Pflanze unentbehrlich; die Stoffe, die ihr zum Opfer fallen, wollen wir als „Betriebstoffe" bezeichnen.

4. Da die Stoffmetamorphosen gewöhnlich von Stoffwanderungen begleitet werden, so kann man schließlich auch noch von Wanderstoffen reden. Es ist aber darauf hinzuweisen, daß diese Einteilung nach der Funktion in der Pflanze durchaus keine Rücksicht auf die chemische Beschaffenheit der Stoffe nimmt. Die vier verschiedenen Formen können chemisch different sein, sie müssen es aber nicht sein, und die Glukose z. B. findet sich ebensowohl als primäres Assi-

milat wie auch als Wanderstoff, Baustoff, Reservestoff und Betriebsstoff.

Es schiene nun wohl am natürlichsten, wenn wir die nähere Betrachtung der Wanderung und Wandlung der Assimilate mit der Entleerung des Blattes beginnen wollten. Aus mehreren Gründen empfiehlt es sich aber statt dessen mit den Reservestoffen anzufangen, die ja nach dem Gesagten im wesentlichen wieder die Assimilate sind, aber auf „sekundärer Lagerstätte" sich befinden. In den „Reservestoffbehältern" pflegen die Reservestoffe in so großen Mengen deponiert zu sein, daß sich, ohne daß Neubildung von Assimilaten am Licht nötig wäre, auf ihre Kosten Pflanzen im dunkeln oft recht weit entwickeln können. Die Laubblätter enthalten dagegen viel weniger Stoffe, sind bald entleert und leiden auch bei längerem Aufenthalt im dunkeln. Deshalb sind denn auch die wichtigsten hier zu besprechenden Untersuchungen an Reservestoffbehältern, vor allen Dingen an Samen, ausgeführt worden. Wenn wir die bei ihnen obwaltenden Verhältnisse kennen gelernt haben, sind auch die Stoffwandlungen in den Laubblättern leicht verständlich.

Der wichtigste Teil in jedem Samen ist der Keimling. Er besteht aus einem kleinen, oft sogar mikroskopisch kleinen Pflänzchen, das meistens ein oder zwei relativ weit ausgebildete Blätter, die Kotyledonen, besitzt, alle anderen Teile aber in noch embryonalem Zustande aufweist. Man unterscheidet zwischen den Kotyledonen die sog. Plumula, d. h. den Vegetationspunkt des Stammes, der von einigen jugendlichen Blättern umgeben sein kann, und am anderen Ende den Wurzelvegetationspunkt, die Radikula. Der ganze Keimling wird gewöhnlich von einem besonderen Gewebe, dem Endosperm, umgeben, das dann seinerseits von der Samenschale umschlossen wird. So wie der Same von der Mutterpflanze sich loslöst, ist er zu einer Weiterentwicklung absolut nicht befähigt, denn er ist in einem Zustand der Trockenheit, die jedes Wachstum unmöglich macht. Neben gewissen anderen äußeren Bedingungen, z. B. Wärme und Sauerstoff, bedarf also der Same zunächst einmal des Wassers; wenn ihm das geboten wird, so fängt der Keimling an, sich zu entwickeln. Gewöhnlich sprengt die Wurzel die Samenschale, gelangt so zuerst ins Freie und bohrt sich in die Erde ein; später folgt ihr dann das Stämmchen und entfaltet über dem Boden die Blätter. Erst wenn diese sich am Licht befinden und ergrünt sind, ist die Pflanze selbständig und kann sich von eigenen Assimilaten ernähren; ihre ganze Entwicklung aber bis zu diesem Stadium ist überhaupt nur möglich, wenn dem Keimling Reservestoffe von der Mutterpflanze mitgegeben werden. Gewöhnlich gestatten aber die Reservestoffe eine noch viel weiter gehende Entwicklung, und man kann namentlich aus großen Samen (z. B. Bohne) im Dunkeln Pflanzen von recht beträchtlichen Dimensionen erzielen, die also ganz auf Kosten der Reservestoffe entstanden sind. Diese finden sich manchmal im Keimling selbst abgelagert, und besonders die relativ umfangreichen Keimblätter sind ihre Lagerungsstätte. Außerdem aber dient das Endosperm, also eine außerhalb des Keimlings gelegene Zellmasse, zur Deponierung von Rerservestoffen. Auf Fragen von rein morphologischem Interesse gehen wir hier nicht ein, können also z. B. den Unterschied zwischen Endosperm und Perisperm unerörtert lassen, haben auch nicht näher zu untersuchen, bei welchen Pflanzen die Ablagerung der

Rerservestoffe ausschließlich oder vorwiegend im Endosperm, bei welchen sie nur in den Kotyledonen und bei welchen sie an beiden Orten stattfindet. Für die physiologische Betrachtung genügt es zunächst zu wissen, daß solche Stoffe in der Nähe der wachsenden Teile des Keimlings vorhanden sind, und interessiert es zu erfahren, was für eine chemische Beschaffenheit dieselben besitzen.

Es treten uns organische Körper, aber auch Aschenbestandteile, als Reservestoffe in den Samen entgegen und von den ersteren finden wir immer mindestens zweierlei Stoffe, einen stickstoffhaltigen und einen stickstofffreien. Diese drei Kategorien von Stoffen sind nun aber nicht immer in den Verhältnissen im Samen aufgestapelt, wie sie von der jungen Pflanze verbraucht werden. Wäre das der Fall, so müßten ja, wenn die Keimung im Dunkeln stattfindet und der Keimling nur destilliertes Wasser von außen aufnehmen kann, zu einer bestimmten Zeit sämtliche Reserven gleichzeitig aufgezehrt sein. In der Natur dringt, wie gesagt, gewöhnlich die Wurzel rasch in den Boden und findet dort die nötigen Aschensubstanzen; da sie zuerst von außen dem Keimling zuzufließen pflegen, so ist es erklärlich, daß die Samen von ihnen meist nur geringe Mengen besitzen. Damit aber hängt es zusammen, daß Godlewski (1879) eine erheblich bessere Entwicklung von Raphanuspflänzchen im Dunkeln erzielte, wenn er ihnen Nährsalze bot, als wenn er sie in destilliertem Wasser wachsen ließ. Nur im ersteren Fall konnten sie die organischen Reservestoffe voll ausnutzen und erreichten fast das doppelte Frischgewicht wie die in reinem Wasser erzogenen. Bei einem Ueberwiegen der stickstofffreien Rerserven wird es also eventuell zu einem Entwicklungsstillstand kommen, wenn keine Nitrate geboten werden, oder wenn diese etwa im Dunkeln nicht genügend assimiliert werden sollten. Der umgekehrte Fall ist von manchen Leguminosen bekannt: wenn die Entwicklung im Dunkeln sistiert ist, findet man in den Keimlingen noch große Massen von stickstoffhaltiger organischer Substanz, die hier im Verhältnis zur stickstofffreien in zu großer Menge magaziniert wird. Die Größe der Entwicklung wird also auch hier von dem „im Minimum" vorhandenen Stoff bestimmt (vgl. Vorlesung 7, S. 101).

Als Reservestoffe der Samen finden sich ganz besonders solche Körper, die entweder ganz unlöslich in Wasser sind, oder die jedenfalls sehr große Moleküle aufzuweisen haben (Kolloide). Damit ist zweierlei erreicht: einmal nehmen die wasserfreien Stoffe weniger Raum ein, andrerseits wird der bei konzentrierteren Lösungen von Krystalloiden auftretende hohe osmotische Druck vermieden. Wir werden sehen, daß sich die nichtaustrocknenden Reservestoffbehälter anders verhalten. — Als stickstofffreie Reservestoffe treten in Samen in größerer Verbreitung namentlich Stärke, Cellulose und Fett, als stickstoffhaltige Körper Proteine auf. Wenn wir nun dazu übergehen, die Lösung und das Auswandern der Reservestoffe näher zu betrachten, so beginnen wir am besten mit der Stärke. Sie ist nicht nur sehr häufig als Reservestoff gefunden, sie ist auch am besten studiert.

Wie bemerkt, ist die Stärke ohne chemische Veränderung nicht in Wasser löslich. Solche Umwandlungen, die zur Bildung löslicher Produkte führen, können außerhalb der Pflanze in sehr verschiedener Weise ausgeführt werden. Schon Wasser wirkt bei höherer Tem-

peratur in diesem Sinn, indem es zunächst die Stärke verkleistert und sie dann schließlich in Dextrin und Dextrose verwandelt. Die gleiche Spaltung erzielt man auch durch Einwirkung von Mineralsäuren (z. B. Salzsäure), besonders in der Wärme; dagegen treten andere Produkte auf, wenn die Stärke durch die Einwirkung von Alkalien, Kalknitrat, Chloralhydrat etc. gelöst wird. In der Pflanze aber ist die Stärke, sowohl wenn sie wächst, wie wenn sie gelöst wird, vom Chromatophor umgeben, und es dürften weder Säuren noch Alkalien mit ihr in Berührung kommen; ihre Auflösung in der Pflanze ist vielmehr einem Stoff von ganz besonderen Eigenschaften anvertraut, der Diastase (vgl. SCHLEICHERT 1893), die zu der physiologischen Gruppe der Enzyme oder Fermente gehört. Sie ist ein Produkt des Organismus, vermag aber auch außerhalb desselben zu funktionieren. Man verschafft sich die Diastase am bequemsten, indem man stärkereiche Samen, etwa Gerste, einige Zeit nach Beginn der Keimung zerkleinert und mit Wasser, am besten bei ca. 50°, extrahiert; die Diastase geht mit anderen löslichen Körpern in das Wasser über, und wir können deshalb ein Gersten- oder Malzextrakt zum Studium ihrer wichtigsten Eigenschaften verwenden.

Setzt man dem Extrakt Stärkekörner zu, so sieht man diese in derselben Weise, wie in dem intakten keimenden Samen, allmählich in Lösung gehen (Fig. 32 S. 188). Will man die Reaktionsprodukte untersuchen, so kommt man bei Verwendung von Stärkekleister rascher zum Ziel. Verfolgt man die eintretenden Veränderungen mit Jodlösung, so sieht man, daß die durch sie erzielte Blaufärbung bald nachläßt und einer weinroten Färbung Platz macht. Schließlich schwindet auch diese. Man bemerkt übrigens auch ohne Jod am Aussehen der Lösung eine beträchtliche Veränderung. Ursprünglich war sie schwerflüssig und opaleszierend, jetzt ist sie durchsichtig und dünnflüssig. Die Stärke ist verschwunden, Dextrin und Maltose ist an ihre Stelle getreten. (LINTNER und DÜLL 1893, ARTHUR MEYER 1895). Das Auftreten der Maltose gibt sich darin zu erkennen, daß die Flüssigkeit jetzt alkalische Kupferlösung (FEHLINGS Lösung) reduziert.

Wie die Verzuckerung im einzelnen verläuft, ist noch nicht genau bekannt, man darf aber annehmen, daß der Abbau der Stärke ein allmählicher ist, indem zunächst Dextrin auftritt, das sich dann weiter in Maltose verwandelt. Man unterscheidet vielfach nach dem Verhalten zu Jodlösung eine ganze Reihe von Dextrinen, man weiß aber nicht, in welchen Beziehungen diese zur Stärke stehen. Sie scheinen dieselbe chemische Zusammensetzung zu haben wie die Stärke und unterscheiden sich dann vielleicht nur durch eine geringere Molekülgröße von ihr. Im Verhältnis zur Maltose ist aber das Dextrinmolekül immer noch groß, sein Molekulargewicht ist ungefähr 18 mal so groß als das der Maltose. Die Bildung der Maltose dürfte also etwa nach folgender Formel sich vollziehen:

$$\underset{\text{Dextrin}}{C_{216}H_{360}O_{180}} + 18\,H_2O = 18\,(\underset{\text{Maltose}}{C_{12}H_{22}O_{11}})$$

Es handelt sich also um eine Zerlegung unter Wasseraufnahme, eine sog. hydrolytische Spaltung. Es scheint uns durchaus nicht unmöglich zu sein, daß auch bei der Dextrinbildung schon eine solche Hydrolyse vorliegt.

Die Verzuckerung der Stärke durch Malzextrakt läßt sich im Reagenzglas bei geeigneter Temperatur schon im Laufe einiger

Minuten nachweisen. Ebenso wie aus der keimenden Gerste läßt sich aber auch aus anderen keimenden Samen Diastase durch Wasser oder Glycerin extrahieren, und auch noch in vielen anderen stärkehaltigen pflanzlichen Geweben, ferner auch in den Verdauungssäften des Tierkörpers (Speichelsekret, Pankreassaft) ist Diastase nachgewiesen. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß nicht überall die gleiche Diastase auftritt; vielmehr sind große Unterschiede gefunden worden, sowohl in bezug auf die Reaktionsprodukte, wie auf die Beeinflussung durch äußere Faktoren. Aller Wahrscheinlichkeit nach existieren also mehrere Diastasen. Es ist z. B. sehr wohl möglich, daß die Ueberführung der Stärke in Dextrin von einer anderen Diastase besorgt wird, als die Weiterspaltung des Dextrins zu Maltose. Es gelang wenigstens im Malzextrakt durch Erhitzen auf ca. 80 ° (vgl. Duclaux 1899, 400) die Fähigkeit der Maltosebildung zu zerstören, während die Dextrinbildung weiter ging. Auch der Abbau des Dextrins vollzieht sich nicht immer in der gleichen Weise; vielfach ist freilich nur Maltose gefunden worden, in anderen Fällen aber auch Glukose. Im letzteren Fall findet also auch eine hydrolytische Spaltung des Maltosemoleküls in zwei Moleküle Traubenzucker statt. Und selbst solche Diastasen, die nur Maltose ergeben, sollen durch verschiedene Zwischenprodukte noch unterscheidbar sein (vgl. Beijerinck 1895). Vergleicht man nun den Einfluß der Diastasen mit dem einer Salzsäurelösung, so zeigt sich, daß die Diastasen eine enger begrenzte Wirkung haben als die Säuren. Um das Amylum bis zur Glukose zu spalten, genügt eine Säure, es sind aber dazu wahrscheinlich drei verschiedene Diastasen nötig, deren jede nur einen kleinen, aber bestimmten Teil am Gesamterfolg hat. Aehnliches gilt für andere Arten von Enzymen. Die Enzyme sind also viel feinere Reagentien als die Säuren, und sie verdanken diesem Umstand die große Wichtigkeit, die sie heute in der physiologischen Chemie gewonnen haben.

Frägt man nun nach der chemischen Beschaffenheit der Diastase, so muß zunächst hervorgehoben werden, daß unser Malzextrakt nicht etwa eine reine Diastaselösung ist, und daß es bis jetzt überhaupt nicht gelungen ist, die Diastase von allen anderen im Extrakt enthaltenen Stoffen zu trennen. Setzt man Alkohol zur Lösung, so fällt ein Niederschlag aus, der Eiweißreaktion gibt und, in Wasser gelöst, die stärkelösende Eigenschaft der Diastase, wenn auch in etwas geschwächter Weise, zeigt. Erwärmt man auf etwas über 80°, so fällt wiederum Eiweiß aus und mit ihm die Diastase; sie hat aber jetzt ihre Haupteigenschaft verloren, denn sie kann Stärke nicht mehr verzuckern. Es liegt nahe, anzunehmen, die Diastase sei ein Eiweißkörper, der durch die Einwirkung einer hohen Temperatur koaguliere. Bewiesen ist diese Anschauung indes durchaus nicht, und es könnte sehr wohl sein, daß die Diastase in chemischer Hinsicht mit dem Eiweiß gar nichts zu tun hätte. Es könnte sich um einen Körper von noch ganz unbekannter Zusammensetzung handeln, der bisher vom Eiweiß nicht getrennt werden konnte. Da offenbar sehr geringe Mengen von Diastase große hydrolytische Wirkungen haben, so könnte die eigentliche Diastase sehr wohl eine geringfügige Verunreinigung des Eiweißkörpers bilden, den man durch Alkoholfällung aus Malzextrakt erhält.

Was nun der Diastase in ganz besonderem Maße die Aufmerk-

samkeit der Physiologen zugezogen hat, das ist ihr Verhalten bei verschiedenen Temperaturen einerseits, gegen gewisse Stoffe andererseits. Bei 0° ist von einer Lösung der Stärke durch Diastase nur wenig zu bemerken; mit Erhöhung der Temperatur nimmt ihre Wirkung rasch zu, bis sie bei 50° ihren größten Wert erreicht, den sie dann bis 63° konstant behält; erwärmt man noch mehr, so nimmt die Wirkung wieder ab und erreicht schließlich in der Nähe der Temperatur, die vernichtend wirkt (85° C) den Wert Null (KJELDAHL 1879). Konstruiert man eine Kurve (Fig. 30), deren Abszisse die Temperatur, deren Ordinaten die stärkelösende Kraft der Diastase verzeichnen, so hat diese große Aehnlichkeit mit den Kurven, die die Abhängigkeit verschiedener Funktionen des lebenden Plasmas von der Temperatur darstellen, wie wir sie z. B. bei Wachstums- und Bewegungserscheinungen noch besprechen werden, bei der Kohlenstoffassimilation schon erwähnt haben; Maximum, Minimum und Optimum dieser Kurve liegt jedoch bei Diastasen verschiedener Provenienz nicht immer am gleichen Punkt (LINTNER und ECKHARDT 1890). Die Kurven, die wir bei Diastasen erhalten, unterscheiden sich aber von anderen physiologischen Kurven dadurch, daß das Optimum stets sehr hoch liegt; es liegt tatsächlich so hoch, daß es in der Pflanze überhaupt nie zur Geltung kommen kann, da bei 50—60° die C-Assimilation schon unmöglich wird, und überhaupt die Grenze des Lebens erreicht, oder überschritten ist.

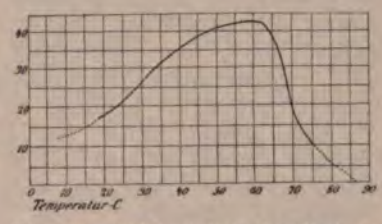


Fig. 30. Abhängigkeit der Wirkung einer Malz-Diastase von der Temperatur. Nach KJELDAHL (1879).

Bei Betrachtung der Beeinflussung der Diastase durch gewisse Stoffe beginnen wir mit denjenigen, die eine hemmende Wirkung ausüben, und von denen einige auf die Malzdiastase gerade so als Gift wirken wie auf das Protoplasma. Nach BOKORNY (1901) wäre da an erster Stelle Formaldehyd zu nennen, das in einer Konzentration von 0,01 Proz. ebenso das Protoplasma wie die Diastase nach einer gewissen Einwirkungszeit vernichtet. Gegen die Mehrzahl der Gifte verhält sich die Diastase aber insofern anders, als sie viel weniger empfindlich ist als das Protoplasma. Während letzteres z. B. schon durch sehr geringe Mengen von Sublimat (0,00005 Proz.) und Höllenstein (0,000001 Proz.) zerstört wird, wirken auf die Diastase von beiden Substanzen erst Konzentrationen von 0,01 Proz. schädlich. Man hat es also in der Hand, durch Zusatz gewisser Gifte in geeigneter Menge das Leben von Mikroorganismen völlig auszuschließen und das Enzym in voller Wirkung zu belassen. Da aber Mikroorganismen, wie wir später sehen werden, die Versuche mit Malzextrakt wesentlich beeinflussen könnten, so ist ihr Ausschluß von größter Bedeutung. Meist wird indes zu diesem Zweck Thymol oder Chloroform, nicht etwa Sublimat verwendet.

Gegenüber diesen hemmend wirkenden Giften wären andere Stoffe zu nennen, die in hohem Grade beschleunigend wirken. Im allgemeinen tun dies alle Zusätze von freien Mineralsäuren, wenn sie spurenweise erfolgen, Zusatz von Neutralsalzen (z. B. Kochsalz) in etwas

größerer Dosis und schließlich in spezifisch hohem Grade Aluminiumsalze, Phosphorsäureverbindungen und Asparagin. So fand z. B. Effront (zit. nach Green 1901) in bestimmter Zeit aus gleicher Menge von Kleister und Malzextrakt die folgenden ungleichen Maltosemengen gebildet:

1.	ohne Zusatz				8,63	Maltose
2.	Zusatz von	0,5	Proz.	Calciumphosphat	46,12	„
3.	„ „	0,25	„	Ammoniakalaun	56,30	„
4.	„ „	0,25	„	essigs. Tonerde	62,40	„
5.	„ „	0,05	„	Asparagin	61,20	„ [1])

Mit oder ohne solche „Beschleuniger" pflegt übrigens eine Diastaselösung nicht die ganze Stärkemenge in Maltose überzuführen, meist bleibt ein gewisser Rest von Dextrin übrig. Das hängt nun aber zweifellos nicht damit zusammen, daß die Diastase in einer gegebenen Lösung nach Verflüssigung einer bestimmten Menge von Stärke aufgebraucht ist, sondern damit, daß ihr Verzuckerungsvermögen durch die Reaktionsprodukte gehemmt wird. Sorgt man für genügende Ableitung des gebildeten Zuckers, so geht schließlich alles Dextrin in Maltose über, und theoretisch ist eine kleine Menge von Diastase fähig, unbegrenzte Stärkemengen zu verzuckern, ohne an ihrer diastatischen Kraft Einbuße zu erleiden.

Eine ganze Reihe von Eigenschaften, die wir jetzt bei der Diastase kennen gelernt haben, kehren nun bei anderen im Organismus gebildeten Substanzen wieder, und diese werden eben als Enzyme (Fermente) bezeichnet. Sie führen alle hydrolytische Spaltungen[1]) aus. Sie wirken in sehr geringer Menge und gehen nicht oder nicht dauernd in die Reaktion ein. Die Reaktion ist stets unvollständig und kann durch bestimmte Körper beschleunigt oder gehemmt werden; sie hängt in derselben Weise von der Temperatur ab, wie wir das bei der Diastase gesehen haben. Man kann die Enzyme mit Wasser oder Glycerin aus den Organismen extrahieren und aus dem Extrakt durch Alkohol fällen.

Jedes einzelne Enzym greift wahrscheinlich nur einen oder wenige verwandte Körper an. Wir müssen deshalb mindestens die folgenden fünf Enzyme unterscheiden; wahrscheinlich aber ist ihre Zahl ungleich viel größer, ihre Wirkungsweise sehr viel beschränkter:

a) Die Amylasen oder Diastasen verzuckern Stärke;

b) Die Cytasen verzuckern Cellulose und mit ihr verwandte Kohlehydrate, die zum Aufbau der Zellwand dienen;

c) Die Invertasen wandeln Disaccharide in Monosaccharide um, z. B. Rohrzucker in Dextrose und Laevulose, Maltose in 2 Moleküle Dextrose;

d) Die Lipasen zerspalten Fette in Glycerin und Fettsäure;

e) Die Proteasen wirken auf Eiweiß und stellen aus diesem diffusible Körper her, die wir schon an anderer Stelle aufgezählt haben.

Neben diesen spezifischen (hydrolytischen) Wirkungen haben aber die Enzyme (ob alle?) auch die Fähigkeit aus Wasserstoffsuperoxyd Sauerstoff abzuspalten.

In mancher Hinsicht, vor allen Dingen in der Beeinflussung

---

[1]) Hansteen hat (vgl. S. 174) aus dem Verschwinden der Stärke nach Asparaginzusatz auf Eiweißbildung geschlossen; nach obigen Mitteilungen hat er aber vielleicht nur die Förderung der Diastasewirkung durch Asparagin beobachtet.

[2]) Auf Enzyme, die andere als hydrolytische Spaltungen ausführen, kommen wir erst später zu sprechen (Vorl. 16).

durch die Temperatur und durch manche Chemikalien erinnern also die Enzyme an den Organismus selbst, und man hat deshalb lange dazu geneigt, sie als „Protoplasmasplitter", jedenfalls als in chemischer Hinsicht hoch komplizierte Stoffe zu betrachten. Nötig ist eine solche Annahme aber durchaus nicht, denn die Enzyme teilen eine Reihe der wichtigsten Eigentümlichkeiten mit denjenigen anorganischen Körpern, die man als „Katalysatoren" bezeichnet, und man neigt heute mehr denn je dazu, die Enzymwirkungen unter die „katalytischen" Erscheinungen einzureihen.

Katalysatoren sind Stoffe, die, ohne im Endprodukt einer Reaktion zu erscheinen, deren Geschwindigkeit verändern (Ostwald 1902). Besonders interessant für uns sind solche Katalysatoren, die beschleunigend wirken. Als Prototyp einer solchen Katalyse kann die Zersetzung des Wasserstoffsuperoxyds in Sauerstoff und Wasser durch fein verteilte Metalle betrachtet werden. Bekanntlich zersetzt sich das Wasserstoffsuperoxyd auch freiwillig; aber die Sauerstoffabspaltung wird durch den Metallzusatz ungemein beschleunigt. Dabei fällt auf, daß eine sehr kleine Menge des Katalysators eine sehr große Menge des Superoxyds zerspalten kann, ohne irgendwie an Wirksamkeit einzubüßen. Es ist aber die katalytische Wirkung durchaus an den fein verteilten Zustand des Metalles gebunden, Platindraht ist also ganz unwirksam, dagegen Platinmohr oder die sog. kolloidale Lösung von Platin sind sehr wirksam. Solche kolloidale Lösungen hat Bredig (1901) durch elektrische Zerstäubung erhalten; es wird nämlich das Platin und andere Metalle durch Kathodenzerstäubung unter Wasser in so kleine Teilchen zerlegt, daß diese im Wasser suspendiert bleiben und mit den besten Vergrößerungen nicht erkannt werden können; diese Suspensionen sind als „kolloidale Lösungen" bekannt. Bredig hat mit solchen Lösungen eine Reihe von Versuchen gemacht, die auch für den Physiologen von höchstem Interesse sind. Er konnte vor allen Dingen die Menge des Platins genauer dosieren, als das bisher möglich war, und konnte zeigen, welche minimale Mengen noch sichtbare katalytische Wirkung auf H_2O_2 ausüben; er fand solche noch bei einem Gehalt des Wassers von nur 0,000 003 mg Platin. Von seinen weiteren Ergebnissen sei hier namentlich noch die Beeinflussung der Katalyse durch gewisse Stoffe, die man Paralysatoren nennen kann, angeführt. Kleine Mengen von Schwefelwasserstoff, Schwefelkohlenstoff, Blausäure etc. heben die katalytische Kraft der Pt-lösung auf. Sie vernichten sie aber nicht dauernd; nach Entfernung der Stoffe beginnt die Katalyse von neuem.

Bredig findet nun zwischen den Enzymen und seinen kolloidalen Metalllösungen eine so große Aehnlichkeit, daß er die letzteren als „anorganische Fermente (Enzyme)" bezeichnet. Die Uebereinstimmung beider sieht er im kolloidalen Zustand, in der Wirkung und in der Beeinflussung durch die genannten Stoffe. Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob die in Wasser suspendierten Pt-teilchen mit gleichem Recht als Kolloide bezeichnet werden dürfen, wie die quellbaren organischen Stoffe und beschränken uns auf die Betrachtung der beiden anderen Punkte. Die Enzyme katalysieren, wie bemerkt, anscheinend alle das Wasserstoffsuperoxyd, sie haben aber daneben noch spezifische Wirkungen auf ganz bestimmte Körper; daß diese spezifischen Wirkungen auch der kolloidalen Pt-lösung zukommen, scheint uns noch nicht genügend bewiesen (vgl. Zeitschr. f. physik.

Chem. **31**, 262 Anm.). Die spezifische, hydrolytische Wirkung der Enzyme dürfte aber mit der H_2O_2-zersetzung gar nichts zu tun haben; sie läßt sich von dieser durch Erwärmen auf eine bestimmte Temperatur trennen (Jacobson 1892). So konnte z. B. ein Pankreassaft nach Erwärmen auf 61° C zwar noch Stärke verzuckern, aber keinen Sauerstoff mehr aus H_2O_2 entwickeln. Es liegt also sehr nahe, anzunehmen, daß man durch diese Prozedur einen Stoff, der allerdings in seiner Wirkung die größte Aehnlichkeit mit der kolloidalen Pt-lösung hat, ausscheidet, und daß das eigentliche Enzym übrig bleibt. Zu ähnlichen Schlüssen kommt man bei näherer Betrachtung der Einwirkung der oben genannten Gifte; von diesen ist namentlich die Blausäure wichtig, weil sie angeblich auf die Enzyme in ähnlicher Weise „giftig" wirkt, wie auf kolloidales Platin. In Wirklichkeit berührt aber die Blausäure wiederum nur die H_2O_2-Wirkung des unreinen Enzyms und läßt die spezifische Enzymwirkung ganz intakt (Jacobson 1892). Weitere Unterschiede zwischen den Bredig'schen „anorganischen Enzymen" und den Enzymen des Organismus dürfte dann vielleicht auch ein näheres Studium der Beeinflussung der Reaktionen durch die Temperatur geben; es ist wenigstens zurzeit nicht sicher, ob auch bei den anorganischen Enzymen eine Temperaturkurve mit Minimum, Optimum und Maximum besteht. Ist dieser Unterschied vielleicht von nebensächlicher Bedeutung, so ist ein anderer um so wichtiger; er betrifft das Ende der Reaktion. Die Pt-lösung bleibt wirksam, solange noch eine Spur von H_2O_2 vorhanden ist; die Reaktion ist also eine vollständige. Bei den Enzymen aber pflegen, wie S. 184 bemerkt, die Reaktionen unvollständig zu sein, wenn nicht die Produkte abgeleitet werden. Es dürfte am Platze sein, hier auf diese Unvollständigkeit der Enzymreaktion einzugehen, was allerdings beim gegenwärtigen Stande der Wissenschaft nur in der Weise möglich ist, daß wir die diametral entgegengesetzten Ansichten, zwischen denen eine definitive Entscheidung noch nicht gefallen ist, anführen. — Die Ursache der Unvollständigkeit einer Reaktion liegt gewöhnlich darin, daß es sich überhaupt nicht um eine einzelne Reaktion handelt, sondern um zwei Vorgänge, die entgegengesetzte Veränderungen bewirken und bei einer bestimmten Temperatur zu einem Gleichgewichtszustande führen. So wird beim Zerfall eines Esters durch Salzsäure unter Wasseraufnahme Alkohol und Säure gebildet, aber der Alkohol verbindet sich unter Wasserabgabe wieder mit der Säure, und es tritt ein Gleichgewichtszustand ein, wenn die Esterbildung sich mit derselben Geschwindigkeit vollzieht, wie die Esterspaltung. Sollten sich die Enzyme in ähnlicher Weise verhalten wie die Salzsäure in diesem Beispiel, dann müßten auch sie nicht nur eine Hydrolyse, sondern unter bestimmten Umständen auch das Gegenteil, also eine Synthese bewerkstelligen können. Etwas derartiges ist in der Tat durch Hill (1898) beobachtet worden. Er stellte sich ein Enzym, das Maltose in Dextrose umwandelt, aus einer Hefe her, ließ es auf eine 40-proz. Dextroselösung einwirken und fand nach längerer Zeit 14,5 Proz. der Dextrose in Maltose verwandelt; es hatte also eine Synthese unter Wasseraustritt stattgefunden, und dieser Prozeß erreichte einen Gleichgewichtszustand, wenn 14,5 Proz. des Zuckers aus Maltose, 85,5 Proz. aus Dextrose bestand. Der Gleichgewichtszustand hing aber wesentlich von der Konzentration ab, wie folgende Uebersicht lehrt:

Ursprünglicher Gehalt an Dextrose	Nach Einwirkung des Enzyms findet sich Dextrose	Maltose
40 Proz.	85,5 Proz.	14,5 Proz.
20 „	90,5 „	9,5 „
10 „	94,5 „	5,5 „
4 „	98,0 „	2,0 „
2 „	99,0 „	1,0 „

Je verdünnter also die Dextroselösung, desto geringer ist die Maltosebildung. Hills Angaben sind schon mehrfach bestätigt worden (Went 1901), und auch bei anderen Enzymen (Lipase Hanriot, Maltase Emmerling 1901) hat man eine „Reversibilität" festgestelt. Auch ist es trotz dieser Reversibilität vollkommen verständlich, daß man für gewöhnlich nur die eine Seite der Enzymwirkung, die Hydrolyse, zu sehen bekommt, und daß bei guter Ableitung der Spaltungsprodukte schließlich eine vollkommene Hydrolyse des Ausgangsmaterials gefunden wird.

Der durch Hill begründeten Anschauung steht die von Tammann (1892) aufgestellte entgegen. Nach diesem Forscher führen die Enzyme nicht zu reversiblen Reaktionen, und wenn dennoch die Hydrolysen unvollständig zu bleiben pflegen, so liegt das daran, daß die Enzyme unter dem Einfluß ihrer Spaltungsprodukte in eine unwirksame Modifikation übergehen. Weitere Studien werden zwischen der Tammannschen und der Hillschen Auffassung zu entscheiden haben; wenn, woran wir nicht zweifeln, die Hillsche siegt, so hätte Bredig bei seinen „anorganischen Fermenten" auch die Bildung von H_2O_2 nachzuweisen, wenn er deren Aehnlichkeit mit den organischen Enzymen festhalten will.

Uns scheint diese Aehnlichkeit nicht so groß zu sein und sich darauf zu beschränken, daß die Enzyme und die Pt-lösung „Katalysatoren" sind. Es gibt aber Katalysatoren sehr verschiedener Art (Oswald 1902). Man könnte übrigens überhaupt daran zweifeln, daß die Enzyme Katalysatoren seien, weil viele der durch sie verursachten Zerspaltungen ohne die Enzyme nicht wahrnehmbar sind. Stärke z. B. gibt unter gewöhnlichen Umständen in Wasser keine Maltose; es erscheint demnach fraglich, ob man da in der Enzymwirkung eine bloße Beschleunigung eines bestehenden Vorganges erblicken darf. Bedenkt man aber, daß bei höherer Temperatur zweifellos eine Hydrolyse ohne Enzym eintritt, und daß beim Sinken der Temperatur dieser Prozess abnimmt, so kann man die selbsttätige Hydrolyse bei gewöhnlicher Temperatur nicht leugnen, wenn auch die entstehenden Produkte vielleicht erst nach Jahren nachweisbar werden sollten. Jedenfalls ist die Einreihung der Enzyme unter die Katalysatoren die beste Hypothese, die wir gegenwärtig machen können.

Wenden wir uns nun, nach diesen Bemerkungen über Enzyme im allgemeinen und über Diastase im speziellen, wieder zu der Keimung der Samen! Die Stärkelösung studieren wir am besten an den Samen der Gramineen, die an diesem Reservestoff besonders reich sind (nahezu 80 Proz. des Trockengewichtes). Unsere Fig. 31 stellt einen Längsschnitt durch das untere Ende eines Weizenkornes vor. Innerhalb der mit der Fruchtschale verwachsenen Samenschale findet sich der reich gegliederte Embryo (*Em*), der mit einem besonderen Organ, dem sog. Schildchen (*Sc*), dem mächtigen Endosperm (*End*) anliegt. Der Inhalt der Zellen des Endosperms ist nicht überall der gleiche. Eine einschichtige Lage

peripherer Zellen enthält Aleuronkörner (die sog. Kleberschicht *Al*), die größere zentrale Masse ist dicht mit Amylum vollgepfropft. Schon im ruhenden Endosperm läßt sich Diastase nachweisen und diese nimmt mit dem Einquellen in Wasser beim Beginn der Keimung recht beträchtlich zu. Sie bringt eine Auflösung der Stärkekörner hervor, die eine sehr weitgehende werden kann, wenn für Ableitung der gebildeten Maltose gesorgt wird. Bei einer normalen Keimung ist nun

Fig. 31. Längsschnitt durch den unteren Teil des Weizenkornes. *End* Endosperm, *Al* Aleuronschicht desselben, *Em* Embryo, *Sc* Scutellum. Nach Sachs, (1862), schwach vergrößert.

Fig. 32. Stärkekörner aus keimender Gerste. *1—4* aufeinanderfolgende Stadien der Auflösung. Aus „Bonner Lehrbuch".

dafür gesorgt, da der Keimling durch die Epidermis des Schildchens allen sich bietenden Zucker begierig aufnimmt. Anders, wenn man den Keimling entfernt; dann hört in der Tat nicht nur die Ableitung, sondern bald auch die Bildung von Maltose auf, und die Stärkekörner bleiben intakt. Hansteen (1894) und Puriewitsch (1897) konnten aber zeigen, daß auch ohne Keimling eine Entleerung des Endosperms stattfindet, wenn man dieses in geeigneter Weise auf einer großen Menge Wasser — unter Ausschluß von Mikroorganismen — so befestigt, daß es nur wenig eintaucht; meist wurde das in der Weise eingerichtet, daß an Stelle des entfernten Embryos bezw. von dessen Scutellum ein Gipssäulchen angegossen wurde, dessen Basis in Wasser gestellt wurde. Auf die Art gelang es bei verschiedenen Gramineen, gewöhnlich nach etwa 8 Tagen, viele korrodierte Stärkekörner (Fig. 32) im Endosperm aufzufinden; nach weiteren 8—14 Tagen war dann meist die Mehrzahl der Zellen vollkommen entleert, und in dem zur Ableitung dienenden Wasser konnte in der Tat eine Kupferoxyd reduzierende Zuckerart nachgewiesen werden. Ob diese freilich an Menge der verschwundenen Stärke einigermaßen entsprach, scheint nicht untersucht zu sein, wäre aber zur richtigen Beurteilung des Erfolges von Wichtigkeit. Ferner fällt es auf, daß eine vollkommene Entleerung des gesamten Stärkevorrates bei Puriewitschs Versuchen offenbar viel mehr Zeit in Anspruch nahm, als bei einer normalen Keimung. Es ist nicht wahrscheinlich, daß etwa die mangelhafte Ableitung des gebildeten Zuckers daran schuld ist. Dagegen kann man eine andere Vermutung nicht von der Hand weisen. Es ist festgestellt worden (Linz 1896), daß das Schildchen jederzeit mehr (oder wirksamere) Diastase enthält als das Endosperm, es liegt daher nahe, anzunehmen, daß bei der normalen Keimung aus dem Schildchen Diastase in das

Endosperm eindringt und dort mit zur Stärkelösung beiträgt. Obwohl an dem Vorkommen einer solchen Diastaseausscheidung aus Zellen nicht gezweifelt werden kann, und obwohl sie auch speziell für den Gramineenembryo schon von mehreren Seiten (z. B. Brown und Morris 1890) angegeben worden ist, so ist ihr Nachweis doch noch nicht ganz einwandfrei gelungen (Linz 1896, Grüss 1897).

Wie bemerkt, fand sich in der Kulturflüssigkeit der embryolosen Gramineenendosperme stets reduzierender Zucker vor, neben ihm aber trat in meist nicht unbeträchtlicher Menge auch noch Rohrzucker bezw. ein anderes, erst nach Behandlung mit heißer Säure reduzierendes Disaccharid auf. Diesen Zucker kann man nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen unmöglich auf die Hydrolyse der Stärke zurückführen, und es bedarf sein Auftreten noch weiterer Aufklärung. Einstweilen muß man sich mit der Vermutung zufrieden geben, er sei als solcher schon im Samen vorhanden gewesen, was ja in der Tat nicht ganz unwahrscheinlich ist, da Schulze (1899) Rohrzucker im Gramineensamen gefunden hat. Aber auch andere Beobachtungen Puriewitschs zeigen, daß die Entleerung der Endosperme nicht ein einfacher Diffusionsprozeß ist. In Uebereinstimmung mit Hansteen konnte er feststellen, daß die Entleerung sich rascher vollzieht, wenn man große Wassermengen zur Aufnahme des Zuckers gibt. Die Erklärung scheint einfach: eine Diffusion kann nur stattfinden, solange die Außenflüssigkeit weniger konzentriert ist, als die Zellenflüssigkeit; und weiter: wenn der in den Zellen gebildete Zucker nicht herausdiffundieren kann, dann hört die Hydrolyse der Stärke auf. So fand denn Puriewitsch die Stärkelösung im Endosperm stets viel geringer, wenn er statt Wasser 1—3-proz. Lösungen von Rohrzucker oder Dextrose verwendete. Obwohl nicht nachgewiesen ist, daß wirklich Dextrose aus der Stärke gebildet wird, könnte man immerhin diese beiden Zucker als die direkte Ursache des Aufhörens der Diffusion betrachten. Ganz anders wird aber die Sache, wenn Puriewitsch auch bei Verwendung von Glycerin, Kalisalpeter und Kochsalz eine starke Hemmung der Stärkelösung eintreten sieht! Hier hört eine einfache physikalische Erklärung auf, ja man wird sogar danach an der rein physikalischen Wirkung der Rohrzucker- und Dextroselösung zweifeln und sich daran erinnern müssen, daß eben die Endospermzellen lebende Organismen sind und als solche in verschiedenster Weise von der Außenwelt affiziert werden. Wir haben keine ausreichende Vorstellung darüber, wie der Organismus imstande ist, ein vorhandenes Enzym an der Wirksamkeit zu hindern, aber wir kennen viele Tatsachen, die uns diese Fähigkeit des Organismus beweisen. So fand z. B. Puriewitsch ein Aufhören der Entleerung, wenn er die Endosperme (ohne Keimlinge!) in sauerstofffreie oder chloroformhaltige Luft brachte. Es ist aber bekannt, daß außerhalb der Zelle eine Diastaselösung auf Stärke mit oder ohne Sauerstoff bezw. Chloroform ganz gleich wirkt. Solche Erfahrungen sind sehr lehrreich. Mit Recht legt man in der physiologischen Chemie in neuerer Zeit einen großen Wert auf das Studium der Enzyme, da diese offenbar eine hervorragende Rolle im Organismus spielen. Man darf aber nicht allzu kühne Hoffnungen an solche Studien knüpfen. Wir lernen durch sie die Reagentien kennen, mit denen die lebende Zelle die Stoffe bearbeitet, und vielfach können wir in dieser Beziehung die Zelle nachahmen, d. h. wir können mit den Enzymen oder auch mit Säuren die

gleichen Stoffwandlungen im Reagenzglase sich vollziehen lassen, die im Organismus aufzutreten pflegen. Demnach sind diese Stoffwandlungen an sich nichts, was den Organismus besonders kennzeichnet; sein Geheimnis dagegen ist es, die Enzyme, seine Diener, zu dirigieren, so daß sie zu rechter Zeit angreifen, zu rechter Zeit auch wieder verschwinden. Mag auch vielfach in der Anhäufung von Reaktionsprodukten das Aufhören ihrer Wirkung begründet sein, so ist diese doch gewiß nicht allgemein dafür verantwortlich zu machen. Wahrscheinlich spielen Paralysatoren, (Enzymgifte) die Hauptrolle bei der Hemmung von Enzymwirkungen (vgl. Czapek 1903), doch fehlt es uns noch ganz an Einsicht darüber, wie der Organismus die Produktion seiner Enzyme und „Antienzyme" lenkt. An der Tatsache einer solchen Lenkung, also einer zweckmäßigen Produktion der Körper ist aber nicht zu zweifeln. Aehnliche Regulationen treffen wir überall bei den Organismen an.

Literatur zu Vorlesung 12.

Beijerinck. 1895. Cbl. Bakt. Abt. II, **1**, 221.
Bokorny. 1901. Bot. Centralbl. **85**, 293.
Bredig. 1901. Anorganische Fermente. Leipzig.
— 1902. Ergebnisse der Physiologie (Spiro-Ascher) **1**.
Brown and Morris. 1890. Journal Chem. Soc. Transact. **57**, 458.
Czapek. 1903. Ber. D. bot. Ges. **21**, 229.
Duclaux. 1899. Traité de Microbiologie II, Diastases. Paris.
Emmerling. 1901. Ber. D. chem. Ges. **34**, 600 u. 380.
Godlewski. 1879. Bot. Ztg. **37**, 97.
Green, J. 1901. Die Enzyme, deutsch von Windisch. Berlin.
Grüss. 1897. Jahrb. wiss. Bot. **30**, 645.
Hanriot. 1901. Compt. rend. Paris **132**, 146.
Hansteen. 1894. Flora **79**, 419.
Hill. 1898. Journ. Chem. Soc. Transact. **73**, 634.
Jacobson. 1892. Z. für physiol. Chem. **16**, 340.
Kjeldahl. 1879. Meddelelser fra Carlsberg Labor. **1**, 121.
Lintner u. Düll. 1893. Ber. deutsch. chem. Ges. **26**, 2533.
Linter u. Eckhardt. 1890. Zit. nach Kochs Jahresbericht über Gährungsorganismen.
Linz. 1896. Jahrb. wiss. Bot. **29**, 267.
Meyer, A. 1895. Die Stärkekörner. Jena.
Ostwald. 1902. Verhandl. d. Ges. deutscher Naturforscher zu Hamburg 1901, Leipzig 1902.
Puriewitsch. 1897. Jahrb. wiss. Bot. **31**, 1.
Schleichert. 1893. Nova acta acad. Leopold. **62**, 1.
Schulze. 1899. Z. f. physiol. Chem. **27**, 267.
Tammann. 1892. Z. f. physiol. Chem. **16**, 271.
Went. 1901. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 611.

Vorlesung 13.

Die Verwendung der Assimilate II.

Lösung der übrigen Reservestoffe im Samen. — Andere Reservestoffbehälter.

Beim Studium der Stärkelösung in keimender Gerste sind Brown und Morris (1890) auf die Tatsache gestoßen, daß auch die Zellwände des Endosperms während der Keimung gelöst werden.

handelt sich in diesem Fall um relativ dünne Zellwände, so daß der bei ihrer Lösung auftretende Zucker keine wesentliche Rolle für die Ernährung des Keimlings spielen kann. Vielleicht liegt die Bedeutung der Zellhautlösung hier nur darin, daß der Zellinhalt anderen Enzymen besser zugänglich wird. In anderen Samen dagegen sind die Wände der Endospermzellen auffallend verdickt, so bei den Palmen, vielen anderen Monokotylen etc., und da auch hier bei der Keimung eine Auflösung der Zellwand erfolgt, so betrachtet man die Stoffe, aus denen sie besteht mit um so größerem Recht als Reservestoffe, wenn andere Kohlehydrate nicht oder nur in verschwindender Menge vorkommen. — Die chemische Beschaffenheit der Zellwände ist noch immer mangelhaft bekannt. Es müssen zum mindesten zwei Gruppen von Substanzen an ihrem Aufbau beteiligt sein: die „Pektine" und die „Cellulosen". Von den ersteren wollen wir hier ganz schweigen, da die Ansichten über ihre chemische Beschaffenheit die weitgehendsten Differenzen aufweisen (Schröder 1901). Die Cellulosen geben bei Behandlung mit Säuren auf hydrolytischem Weg verschiedenen Zuckerarten Ursprung: der Dextrose, Mannose, Galaktose, und mit E. Schulze (1890—92) darf man sie wohl als Anhydride dieser Hexosen, z. T. auch gewisser Pentosen (Arabinose und Xylose) betrachten. Eine einzelne Zellwand besteht wohl selten nur aus einem einzigen chemischen Individuum, in den meisten Fällen aus einem Gemisch mehrerer. In dem Samen speziell finden wir solche Cellulosen als Reservestoffe deponiert, die reichlich Mannose und Galaktose, aber nur wenig Dextrose bei der Säurebehandlung geben, und die schon durch verdünnte Säuren in diese Zucker übergeführt werden. Schulze nennt sie Hemicellulosen im Gegensatz zu den erst durch konzentriertere Salzsäure hydrolysierbaren echten Cellulosen. Die letzteren sind offenbar auch für die Pflanze schwer lösbar und werden nie wieder in den Stoffwechsel gezogen

Vielleicht gelingt es einmal später, die Cellulosen nicht nach ihrem Verhalten zu Säuren, sondern zu Enzymen zu charakterisieren. Das wäre nicht nur biologisch wichtiger, sondern es verspräche auch genauere Auskünfte über ihre chemische Natur. Daß tatsächlich die Hemicellulosen in den Samen durch Enzyme aufgelöst werden, steht fest, wenn wir auch nichts Näheres über diese Enzyme wissen. Brown und Morris (1890) haben aus keimender Gerste, Newcombe (1889) außerdem noch aus Lupinenkotyledonen und dem Endosperm, sowie den Kotyledonen von Phoenix durch das gleiche Verfahren, wie man es zur Gewinnung der Diastase anwendet, ein Enzym in Lösung bekommen, das in kurzer Zeit die Zellwände des Gerstenendosperms, viel langsamer schon die Reservecellulose der Lupine, angreift. Nachdem von mehreren Seiten diese zellwandlösende Wirkung der Diastase, zugeschrieben worden war, die tatsächlich in diesen Extrakten nie fehlt, konnte Newcombe überzeugend nachweisen, daß sie viel mehr einem spezifischen Enzym, einer Cytase, zukommt. Zwar gelang es noch nicht, diese von der Diastase zu trennen, aber Newcombes Schluß scheint doch vollkommen gerechtfertigt, weil das amylolytische und das cytolytische Vermögen der Extrakte in keiner Weise proportional sind: so zeichnet sich z. B. das Extrakt von Lupinus und Phoenix durch sehr starke Wirkung auf Cellulose und geringe auf Stärke aus, während sich das Malzextrakt umgekehrt verhält.

Ueber die Verbreitung der Cytasen kann zurzeit noch nichts

Sicheres gesagt werden. Es hat aber die Vermutung, sie treten überall da auf, wo es gilt, Cellulose zu lösen, viel für sich. Daß sie noch nicht häufig nachgewiesen werden konnten, dürfte damit zusammenhängen, daß sie nur in sehr geringen Mengen auftreten und in der Tat findet man ja auch, daß die Lösung der Palmenendosperme z. B. ungleich viel längere Zeit in Anspruch nimmt, als die der Gramineen.

Neben Stärke und Cellulose kommt noch ein dritter stickstofffreier Körper in Samen vor: fettes Oel. Fette Oele sind durchaus nicht auf die Samen beschränkt, sie finden sich vielmehr in allen Zellen, und es ist zweifelhaft, ob überhaupt ein gänzlich fettfreies Protoplasma existiert. Auch in den Chlorophyllkörnern gewisser Pflanzen kommen sie regelmäßig vor und man hat eine Zeitlang angenommen, sie seien in diesem Fall Endprodukte der C-assimilation, sie verträten die Stärke. Genauere Untersuchungen (Holle 1877, Godlewski 1877) haben indes durchaus keine Anhaltspunkte für diese Ansicht ergeben; es scheint vielmehr, als ob wenigstens bei höheren Pflanzen[1]) die im Chlorophyll vorkommenden Fetttropfen durchaus nicht als Assimilate betrachtet werden können und daß sie zu keiner weiteren Verwendung befähigt sind. Darum haben wir in den bisherigen Besprechungen die Fette noch gar nicht erwähnt. Die in den Samen vorkommenden Fette sind aber zweifellos Reservestoffe, und bei manchen Samen bilden offenbar die Fette die Hauptmasse der Reservestoffe. Beispiele gibt die folgende Tabelle:

	Wasser	N-haltige Substanz	Fett	N-freie Extraktivstoffe	Holz	Asche
Mandel	5,39	24,18	53,68	7,23	6,56	2,96
Haselnuß	3,77	15,62	66,47	9,03	3,28	1,83
Mohnsamen	5,79	14,09	47,69	18,74	5,76	7,93
Kokosnuß	5,81	8,88	67,00	12,44	4,06	1,81

Wir müssen also die Fette an dieser Stelle behandeln, wenn wir auch auf ihre Entstehung für den Moment noch nicht eingehen.

Die Fette sind bekanntlich Glycerinester verschiedener Fettsäuren, die zu drei Gruppen gehören; die einen haben die Zusammensetzung $C_nH_{2n}O_2$, andere $C_nH_{2n-2}O_2$ oder $C_nH_{2n-4}O_2$. Aus der ersten Gruppe kommt in Betracht: die Laurinsäure ($C_{12}H_{24}O_2$), Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$), Palmitinsäure ($C_{16}H_{32}O_2$), Stearinsäure ($C_{18}H_{36}O_2$) und die Arachinsäure ($C_{20}H_{40}O_2$), aus der zweiten Gruppe die Hypogäasäure ($C_{16}H_{30}O_2$), die Oelsäure ($C_{18}H_{34}O_2$) und die Brassica(Eruca)-säure ($C_{22}H_{42}O_2$) aus der letzten Gruppe endlich die Leinölsäure ($C_{16}H_{28}O_2$) (vgl. Schmidt 1891). Die Glycerinester dieser Fettsäuren werden kurz als Palmitin, Stearin, Olein etc. bezeichnet; sie sind unter Wasseraustritt aus Glycerin und Fettsäure entstanden zu denken, können also umgekehrt unter Wasseraufnahme wieder in Glycerin und Fettsäure zerfallen, z. B.

$$\underset{\text{Palmitin}}{C_3H_5(C_{16}H_{31}O_2)_3} + 3\,H_2O = \underset{\text{Glycerin}}{C_3H_5(OH)_3} + 3\underset{\text{Palmitinsäure}}{(C_{16}H_{32}O_2)}$$

Eine solche Spaltung, die wir offenbar wieder als Hydrolyse bezeichnen können, findet nun in der Tat bei der Keimung statt. Nach R. H. Schmidt (1891) ist der Gehalt des Fettes keimender Samen an freier Säure ein nicht unbeträchtlicher, er schwankt zwischen 10 und

[1]) Bei Vaucheria soll nach Fleissig (1900) das fette Oel die Stärke ersetzen.

30 Proz., und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß ein Enzym (Lipase) seine Entstehung bewirkt. Green (1890) extrahierte ein solches aus keimenden Ricinussamen und konnte mit ihm auch außerhalb der Pflanze eine Spaltung von Ricinusöl in Glycerin und freie Fettsäure erzielen. In keimenden Samen dagegen konnte Glycerin bisher nicht nachgewiesen werden, weil es offenbar rasch verbraucht wird und leicht von Zelle zu Zelle wandert. Für die Fettsäure schien bis vor kurzem ein Wandern von Zelle zu Zelle ausgeschlossen; man nahm an, eine wasserdurchtränkte Zellmembran mache einer wasserunlöslichen Verbindung den Durchtritt unmöglich. Nach R. H. Schmidt gilt dies in der Tat für künstliche Cellulosehäute vollkommen, dagegen nicht für die Wand lebender Zellen, die nachweisbar Fette in nennenswerter Menge durchläßt, besonders wenn sie einen gewissen Gehalt an freier Säure haben. Man vermutet, daß ein in der Zellwand befindlicher Körper zunächst mit der freien Fettsäure eine Seife bilde, daß diese Seife die Zellmembran durchtränke und dadurch dem Fett den Durchgang gestatte. Besonders gut wird sich der Durchtritt dann vollziehen, wenn das Oel in feinste Tröpfchen zerteilt (emulgiert) ist, und bekanntlich haben die Fettsäuren eine emulgierende Wirkung.

Außer bei Ricinus ist ein fettspaltendes Enzym noch bei mehreren anderen Samen, z. B. Raps, Mohn, Hanf u. a. durch Sigmund (1890—1892) konstatiert worden, so daß man wohl annehmen darf, der weiten Verbreitung von fetten Oelen entspreche auch die Häufigkeit der Lipase. Nähere Studien über dieselbe liegen aber noch nicht vor, und noch weniger Bescheid wissen wir über einen Vorgang, der durch mikroskopische Studien (Sachs 1859) außer allen Zweifel gestellt, aber rein chemisch noch unbegreiflich ist; wir meinen die Tatsache, daß die Fette in Zucker übergeführt werden. Die Menge des in keimenden ölhaltigen Samen auftretenden Zuckers macht es unmöglich, daß etwa nur das Glycerin diese Veränderung erfährt; es müssen offenbar auch die Fettsäuren zu Kohlehydraten werden (vgl. Vorl. 14).

Neben stickstofffreien finden sich stets auch stickstoffhaltige Reservestoffe in den Samen in Form von Eiweiß deponiert. Das Verhältnis zwischen stickstoffhaltigen und stickstofffreien Substanzen ist aber ein höchst verschiedenes; während im allgemeinen die stickstofffreien prävalieren, zeichnen sich manche Pflanzen, vor allem die Leguminosen, durch sehr hohen Gehalt an stickstoffhaltigen Reservestoffen aus. Ein Blick auf die folgende aus König (1882) entnommene Tabelle zeigt die wichtigsten diesbezüglichen Verschiedenheiten.

Samen	Stickstoffgehalt in Proz. des Trockengewichts
Reis (ungeschält)	6,49
Weizen	14,30
Schminkbohne	26,94
Linse	29,32

Im Endosperm bezw. in den Cotyledonen findet sich nun das Eiweiß, sofern es Reservestoff ist und nicht an der Konstitution des Protoplasmas oder des Zellkernes teil nimmt, in einer morphologisch bestimmten Form, nämlich als Aleuron. Die Aleuronkörner entstehen dadurch, daß die vom Protoplasma der speichernden Zellen eingeschlossenen Vakuolen immer reicher an Eiweiß und ärmer an Wasser werden und schließlich zu festen Körnern eintrocknen. Meist geht dem Wasserverlust eine Trennung der verschiedenen Substanzen vor-

aus, die in der Vakuole vorhanden sind: gewisse Eiweißkörper fallen in Form von Krystallen aus, andere kompliziertere Körper bilden kuglige Ausscheidungen, und beide werden dann von der zuletzt erstarrenden Grundmasse eingehüllt; die betreffenden Einschlüsse der Aleuronkörner sind unter dem Namen Krystalloide und Globoide bekannt. In chemischer Hinsicht liegen über diese Körper ausgezeichnete Untersuchungen von Weyl (1877), Schmiedeberg (1877), Grübler (1881) und dann namentlich auch von Chittenden, Osborne und ihren Schülern (zusammengestellt von Griesmayer 1897) vor; in neuester Zeit hat Tschirch (1900) die Resultate dieser amerikanischen Forscher mikrochemisch kontrolliert. Danach sind die Aleuronkörner vorzugsweise aus Globulinen gebildet. Die prozentische Zusammensetzung der Krystalloide der Paranuß ist nach Weyl:

C 52,43 H 7,12 N 18,1 S 0,55 O 21,3,

während Grübler als Zusammensetzung der Kürbißkrystalloide

C 53,21 H 7,22 N 19,22 S 1,07 O 19,10

angegeben hat.

Osborne hat eine große Anzahl von Globulinen in den Krystalloiden verschiedener Aleuronkörner nachgewiesen und mit besonderen Namen belegt; ja sogar das einzelne Krystalloid ist aus mehreren Globulinen aufgebaut. Die Differenzen zwischen denselben haben indes zurzeit noch kein Interesse für die Physiologie und können deshalb hier übergangen werden. — Die Globoide scheinen ebenfalls aus Globulinen zu bestehen, doch haben sich diese mit Calcium, Magnesium und Phosphorsäure verbunden und dadurch einen sehr abweichenden Charakter bekommen; sie müssen also zu den „Nukleoalbuminen“ oder gar zu den „Proteiden“ gerechnet werden. — Die Grundmasse schließlich der Aleuronkörner besteht ebenfalls aus Globulinen, denen vielleicht noch Albumosen beigemengt sind.

Bei der Keimung der Samen müssen nun die Reserveeiweißstoffe in eine Form gebracht werden, in der sie von Zelle zu Zelle wandern, diosmieren können. Mit einer einfachen Lösung ohne chemische Veränderung scheint dieses Ziel im allgemeinen nicht erreicht zu sein; das große Molekül muß zerspalten werden, und das besorgen, wie wir wissen, die proteolytischen Enzyme (Proteasen). Viel eingehender als von botanischer Seite hat man sich von tierphysiologischer Seite mit diesen Enzymen beschäftigt, doch können die hier gewonnenen Resultate ohne Bedenken auf das Gebiet der Pflanzenphysiologie übertragen werden. Zwei Typen von Proteasen sind bekannt, die sich einmal durch die Bedingungen unterscheiden, unter denen sie wirken, andrerseits durch die Reaktionsprodukte, zu denen sie führen. Zum ersten Typus gehören die Pepsine; sie funktionieren nur in saurer Lösung, zerspalten das Eiweiß nur wenig tief bis zu Albumosen und Peptonen und machen es so diffusionsfähig. Während das Pepsin im Magen der höheren Tiere auftritt, kommt der andere Typus der Proteasen, das Trypsin, in der Bauchspeicheldrüse vor. Das Pankreastrypsin unterscheidet sich vom Pepsin einmal dadurch, daß es am besten in alkalischer Reaktion (1-proz. Soda) wirkt, und zweitens durch die viel weitergehende Zerspaltung, zu der es führt. Die auch hier zunächst auftretenden Albumosen und Peptone werden weiter zu den schon früher genannten Amidosubstanzen, vor allen Dingen also den Aminosäuren der Fettreihe und der aromatischen Reihe gespalten; es treten auf: Leucin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Tyrosin, Arginin,

Histidin, Lysin und wohl auch Ammoniak. Wie es scheint, ist das Trypsin oder ihm ähnliche Enzyme weit in der Natur verbreitet, z. B. gerade auch in der Pflanzenwelt, der Pepsine vielleicht ganz fehlen. Da bei der Keimung eiweißreicher Samen die bei der Pankreasverdauung auftretenden Aminosäuren oder ähnliche Substanzen nachzuweisen sind, besonders wenn man durch Dunkelkultur eine gewisse Anhäufung derselben herbeiführt (Vorl. 14), so liegt es nahe, an die Existenz eines trypsinähnlichen Enzyms im keimenden Samen zu denken. Ein solches ist denn auch durch Green (1887) in der Lupine und (1890) bei Ricinus, von Neumeister (1894) bei Gerste, Mohn, Weizen, Mais und Raps gefunden worden. Neumeister suchte aber in vielen anderen Samen vergeblich nach einer Protease, so z. B. gerade bei vielen Leguminosen (Lupinen, Wicken, Erbsen), bei denen man, wegen ihres hohen Eiweißgehaltes am ehesten derartige Enzyme erwarten sollte. In der Tat hat dann auch Butkewitsch (1900) Greens Angaben über die Lupine im Gegensatz zu Neumeister völlig bestätigt; er konnte bei Einwirkung eines Glycerinextraktes aus keimenden Samen auf Leguminoseneiweiß mit Sicherheit das Auftreten von Leucin und Tyrosin feststellen. Auch Windisch und Schellhorn (vgl. Green 1901) haben in der keimenden Gerste eine trypsinartige Protease aufgefunden. So steht der Annahme von Proteasen in allen eiweißhaltenden Keimlingen nichts im Wege. Nach den Beobachtungsn von Puriewitsch (1897) wäre freilich eine solche Annahme gar nicht überall nötig. Während bei selbsttätig sich entleerenden Cotyledonen von Lupinus im Kulturwasser nur Amidosubstanzen nachgewiesen werden konnten, fanden sich bei anderen in gleicher Weise behandelten Keimlingen entweder Amide neben Eiweiß und Pepton, oder überhaupt nur Pepton und Eiweiß in der umgebenden Flüssigkeit. Danach wäre anzunehmen, daß auch Eiweiß als solches durch Protoplasma und Zellmembran dringen kann, eine Möglichkeit, mit der man bisher im allgemeinen nicht gerechnet hatte, die aber besonders im Hinblick auf die Fähigkeit der Fette, diese Wände zu durchwandern, nicht für unwahrscheinlich gelten kann.

Daß mit der Zerspaltung des Eiweißes auch Sulfate frei werden, ist schon S. 169 erwähnt. Ebenso geben die Globoide auch Phosphorsäure ab (vgl. Zaleski 1902), die indes auch aus Lecithin entstehen kann. Manche Samen enthalten von dieser schwefelfreien organischen Phosphorverbindung nicht ganz unbeträchtliche Mengen, und dementsprechend kann bei ihrer Keimung viel Phosphorsäure dieser Quelle entstammen. Ob übrigens auch Phosphorsäure in weniger komplizierter Bindung, etwa als anorganisches Salz, im Samen vorkommt, ist fraglich. Das gleiche gilt für andere Aschenbestandteile; Ca und Mg, wahrscheinlich auch Eisen, sind in den Globoiden in organischer Bindung vorhanden, finden sich aber vielleicht auch noch in anderer Form in den Samen vor.

Reservestoffe sind durchaus nicht auf die Speichergewebe der Samen beschränkt, sondern sie finden sich überall da, wo einzelne Zellen oder Gewebe von eigener Assimilationstätigkeit unabhängig gemacht werden sollen. Am nächstən schließen sich an die Samen andere Organe an, die der Fortpflanzung und Vermehrung dienen, also alle die zahllosen Gebilde, die als Sporen und Brutknospen bezeichnet werden; auch die Pollenkörner der Blütenpflanzen müssen

ihnen angeschlossen werden. Die Bedeutung der Reservestoffe liegt in allen diesen Fällen darin, daß sie ein neues Individuum so lange in seiner Entwicklung unterstützen, bis es selbständig geworden ist und weiterhin von seiner eigenen Assimilationstätigkeit leben kann, oder bis es seine Funktion erfüllt hat (Pollen). In anderen Fällen handelt es sich darum, einem einzelnen Individuum, das eine Ruhezeit durchmacht und während derselben sich aller überflüssigen Teile entledigt, nach der Ruhe die Neubildung der Vegetationsorgane zu ermöglichen. Das trifft ebenso für unsere Stauden zu, die im Winter ihre gesamten oberirdischen Teile einbüßen, wie für die Bäume, die — wenigstens vielfach — in der kalten Jahreszeit die Blätter verlieren. Außerdem entstehen Reservestoffe auch in den Assimilationsorganen selbst, wenn die Bildung von Assimilaten deren Ableitung übertrifft. Ueberall aber muß der Verwendung der Reservestoffe eine Verwandlung, eine Mobilisierung, vorausgehen. Diese haben wir jetzt zu besprechen, doch können wir uns, da es sich prinzipiell um die gleichen Erscheinungen wie bei den Samen handelt, kurz fassen.

Die Reservestoffbehälter unserer Stauden sind der Ansammlung von Reservestoffen meist in der Weise angepaßt, daß sie im Innern viel großzelliges Parenchym (Speichergewebe) besitzen und dementsprechend vielfach auch äußerlich stark verdickt erscheinen. Das Speichergewebe kann in der Wurzel, im hypocotylen Glied, im Stengel oder in den Blättern zur Ausbildung gelangen, und danach unterscheidet man die am häufigsten wiederkehrenden Formen als Wurzelknollen, Stengelknollen und Zwiebeln. Neben dem Speichergewebe finden sich an diesen Organen noch eine oder mehrere Knospen, die im nächsten Jahre zu Sprossen auswachsen.. Die Reservestoffe selbst sind im wesentlichen die gleichen wie in den Samen, also neben den Aschenbestandteilen, die wir weiter nicht berücksichtigen wollen, stickstoffhaltige und stickstofffreie organische Substanzen. Nur in einem Punkt scheinen die Samen von den unterirdischen Speicherorganen zu differieren: sie trocknen bei der Reife zumeist so aus, daß die erste Bedingung der Keimung Wasseraufnahme ist. Die unterirdischen Speicherorgane dagegen behalten immer einen ansehnlichen Wassergehalt und würden beim Versuch einer so weitgehenden Austrocknung, wie sie bei Samen die Regel ist, wohl zumeist zugrunde gehen. Bekannt ist, wie infolge ihres Wassergehaltes, Kartoffelknollen z. B., wenn sie nur in nicht zu trockener Luft sich befinden, ohne Wasseraufnahme Triebe entwickeln können, und von einigen Zwiebeln und Knollen ist sogar eine Entfaltung von Blüten ohne Wasseraufnahme beobachtet worden. Für Veltheimia capensis hat das schon Medicus (1803) angegeben, für Oxalis lasiandra berichtet es Hildebrand (1884), und Sauromatum guttatum kommt neuerdings als Kuriosität in den Handel, weil es auf dem Ofen ohne Wasser den Blütenstand austreibt. Man kann in diesen Fällen die Sache auch so ausdrücken, daß man sagt: in manchen unterirdischen Speichergeweben findet sich auch Wasser als Reservestoff.

Unter den stickstofffreien Reservestoffen nennen wir wieder in erster Linie die Kohlehydrate, die viel mehr als in den Samen überwiegen; dagegen findet sich das dort so häufige Fett in den unterirdischen Speicherorganen nur selten (Cyperus esculentus). Als Vertreter der Kohlehydrate tritt sehr häufig die Stärke auf, doch finden sich neben ihr, oder ausschließlich, auch noch andere Körper, die wir bei

den Samen nicht genannt haben, weil sie dort entweder überhaupt nicht vorkommen, oder doch keine wichtige Rolle spielen. Das sind einmal Schleime, andrerseits Zuckerarten. Schleim als Reservestoff findet sich z. B. reichlich in den Knollen der Orchideen und im Rhizom von Symphytum (vgl. Frank 1866). Von Zuckerarten treten gelegentlich Glukosen als Reservestoffe auf, so z. B. in der Küchenzwiebel. Sie sind ohne weiteres zu anderen Zwecken in der Pflanze verwendbar; da aber bei ihrer Magazinierung notwendigerweise ein hoher osmotischer Druck entstehen muß, so begreift man, daß die Pflanze zumeist mehrere Moleküle Glukose unter Wasserabspaltung zu einem größeren Molekül vereinigt. So wird ja z. B. durch Umwandlung von Glukose in Rohrzucker der osmotische Druck rund auf die Hälfte reduziert, und noch mehr muß er abnehmen, wenn Körper wie das Inulin gebildet werden, das bei ähnlicher Zusammensetzung wie die Stärke doch im Zellsaft gelöst bleibt. Das Inulin tritt besonders in den Reservestoffbehältern der Compositen, Campanulaceen etc. auf, aber auch bei einigen Liliaceen kommt ein ihm jedenfalls sehr nahe stehender Körper vor. Der Rohrzucker dominiert unter den Reservestoffen der Zuckerrübe, wie auch des strenge genommen hier nicht zu nennenden Zuckerrohrs. Eine genauere Angabe der Verbreitung der genannten Zuckerarten liegt uns ebenso fern, wie eine vollständige Aufzählung der überhaupt gefundenen. Bemerken wollen wir nur, daß Rohrzucker und Inulin bei der Keimung eine Veränderung erfahren, obwohl man bei ihrer Wasserlöslichkeit an direkte Verwendung denken könnte. Die Veränderung besteht wieder in einer hydrolytischen Spaltung durch Enzyme. Das Enzym Invertase spaltet den Rohrzucker in gleiche Teile Dextrose und Laevulose, die Inulase führt das Inulin in Laevulose über.

Unter den stickstoffhaltigen Reservestoffen der perennierenden Stauden fehlt das Eiweiß nicht, es tritt sogar gelegentlich in Form wohl ausgebildeter Krystalle auf (z. B. in der Kartoffel); dagegen kommt es, schon wegen des großen Wassergehaltes, nie zur Bildung von Aleuronkörnern. Neben Eiweiß finden sich aber auch Amidosubstanzen, wie Asparagin, Leucin, Tyrosin, von denen wohl in der Mehrzahl der Fälle angenommen werden darf, daß sie nicht etwa vorgebildetem Eiweiß entstammen, sondern als solche magaziniert wurden. In der Knolle einer bestimmten Kartoffelsorte fand Schulze (1882) 56 Proz. vom Gesamtstickstoff aus Amidosubstanzen und nur 44 Proz. aus Eiweiß gebildet. Im Zuckerrohr soll nach Shorey (1897) auch die einfachste Aminosäure, das Glykokoll auftreten, das sonst anscheinend in Pflanzen noch nicht nachgewiesen worden ist.

Ein Speichergewebe von sehr großer Ausdehnung besitzen die Bäume, denn alle parenchymatischen Zellen des Holzes und der Rinde (eventuell auch das Mark) in Wurzel und Stamm führen Reservestoffe. Eine Ausnahme machen bei vielen Bäumen die zentral gelegenen Elemente des Holzes, die allmählich in „Kernholz“ übergehen und mit dem Verlust des Lebens auch aufhören, Reservestoffe zu magazinieren. Von stickstofffreien Substanzen ist hier wohl die Stärke am reichlichsten vorhanden und, da sie bequem nachzuweisen, auch häufig in ihrem Verhalten näher verfolgt worden. Ihre Ablagerung beginnt schon im Mai oder Juni, und es füllen sich im allgemeinen zunächst die Zellen der Wurzeln, dann aufsteigend die des Stammes, der Aeste und endlich der Zweige mit ihr. Im Winter erfährt sie in toto oder partiell Veränderungen, auf die an anderer Stelle einzugehen ist; im Frühjahr

aber, vor dem Austreiben, sind die gleichen Zustände wie im Herbst wieder hergestellt, und zur Mobilisierung der Stärke bedarf es demgemäß des Auftretens der Diastase. Weniger genau sind wir über die stickstoffhaltigen Reserven der Bäume orientiert; im allgemeinen wird es sich wohl um Eiweiß und Amide handeln. Eiweiß in Krystallform ist auch an bestimmten Stellen nachgewiesen, nämlich in den Knospenschuppen gewisser Bäume, die analog den Zwiebelschuppen die Rolle von Speicherorganen übernehmen und dann nicht nur Eiweiß, sondern auch N-freie Substanz, meist Reservecellulose zu führen pflegen.

Wenn wir als letzten Typus der Reservestoffbehälter jetzt noch das Laubblatt nennen, so kehren wir damit zu Bekanntem zurück. Wir haben die Synthese von Kohlehydraten in demselben ausführlich besprochen und haben wahrscheinlich gemacht, daß Eiweiß, wenn auch nicht ausschließlich, so doch in größter Menge in ihm formiert wird; andrerseits ist gelegentlich hervorgehoben worden, daß eine Bildung von im Stoffwechsel weiterhin verwertbaren Fetten im Laubblatt kaum stattfinden dürfte. Die Assimilate können nun, solange das Blatt noch wächst, sofort verwertet werden, oder sie können so rasch abgeleitet werden, daß es nicht zu einer Ansammlung kommt. Für gewöhnlich aber werden die Assimilate, oder, genauer gesagt, der Ueberschuß derselben am Entstehungsort selbst zu Reservestoffen, die freilich nicht lange diese Rolle spielen, sondern meist schon in der auf ihre Bildung folgenden Nacht wieder mobilisiert werden und auswandern. Für die Stärke ist ja ausdrücklich auf solche periodische Entstehung und Lösung hingewiesen worden. Wenn wir jetzt diese Erscheinung nochmals ins Auge fassen, so haben wir naturgemäß nach dem inzwischen Erörterten manche neue Frage aufzuwerfen. Vor allem wird es sich darum handeln, festzustellen, ob auch im Blatt durch Enzyme die Mobilisierung der Reservestoffe besorgt wird.

Nach den übereinstimmenden Ergebnissen der Versuche von Vines (1891), Jentys (1892) sowie Brown und Morris (1893) kann man an einem Vorkommen von Diastase in Laubblättern nicht mehr zweifeln. Wenn Wortmann (1890) zu einem anderen Resultat gekommen war, so ist sein negativer Befund durchaus aufgeklärt: die Diastase ist einmal nur in kleiner Menge im Laubblatt enthalten, sie wird ferner nicht leicht völlig durch Wasser extrahiert, und durch Filtration bekommt man weitere große Verluste; die Hauptursache des scheinbaren Fehlens der Diastase liegt aber an dem Gerbstoff, der so häufig im Blatt vorkommt, und der die Diastase durch Ausfällung unwirksam macht. Den überzeugenden Nachweis, daß nicht nur Diastase im Blatt vorhanden ist, sondern daß sie auch hinreicht, um die ganze vorhandene Stärkemenge zu verzuckern, verdanken wir Brown und Morris. Diese konstatierten zugleich, daß in verschiedenen Blättern höchst verschiedene Diastasemengen vorkommen. Sie bestimmten zu dem Zweck die Menge der Maltose, die mit dem Extrakt aus 10 g getrockneter und gepulverter Pflanzensubstanz in 48 Stunden aus sog. löslicher Stärke hervorgeht. So fanden sie z. B.:

10 g	gibt Maltose
Malz	634 g
Pisumblatt	240 „
Lathyrusblatt	100 „
Tropaeolumblatt	4—10 „
Hydrocharisblatt	0,3 „

Im Vergleich zum Malz ist also der Diastasegehalt der Blätter im allgemeinen gering; trotzdem sind manche Blätter recht diastasereich. Es bestehen offenbare Beziehungen zwischen dem Gehalt des Blattes an Stärke und an Diastase, denn die untersuchten Leguminosen, die an diastatischer Kraft dem Malz am nächsten kommen, sind auch besonders stärkereich. Andrerseits sind nicht alle erhaltenen Zahlen ohne weiteres als richtiges Maß für das diastatische Vermögen der betreffenden Blätter zu betrachten; gerade das so besonders schwach wirkende Blatt von Hydrocharis dürfte seine Stellung am Ende der Reihe am meisten seinem großen Gestoffgehalt verdanken, der, wie bemerkt, die Diastasewirkung aufhebt. Von äußeren Einflüssen, soweit sie nicht schon früher besprochen wurden, sei noch erwähnt, daß die Diastasewirkung durch das Licht gehemmt wird (Green 1897), so daß also nachts eine stärkere Verzuckerung stattfindet, als am Tage.[1]) Auch die Beschleunigung, welche die Diastasetätigkeit durch Kohlensäure erfährt (Mohr 1902), muß zu einer stärkeren Zuckerbildung bei Nacht führen, denn bei Nacht enthält ja das Blatt viel mehr Kohlensäure als am Tage. Inwieweit dadurch unsere früheren Ueberlegungen betreffs der Menge der täglichen Assimilate etwa wesentlich beeinflußt werden, läßt sich zurzeit nicht sagen; man wird sich erinnern, daß wir die Annahme machten, daß am Tage ebensoviel Kohlehydrate abgeleitet würden wie des Nachts. Möglicherweise sind also die Sachsschen Zahlen S. 140 zu groß.

Durch die Diastase wird im allgemeinen, wie wir gesehen haben, aus der Stärke Maltose gebildet, d. h. ein reduzierendes Disaccharid, das dem Rohrzucker nahe steht. Durch Hydrolyse wird die Maltose in zwei Moleküle Dextrose gespalten, während der Rohrzucker in ein Molekül Dextrose und ein Molekül Laevulose zerfällt. Da nun Rohrzucker zweifellos als Produkt der C-assimilation, wenigstens bei gewissen Pflanzen, nachgewiesen ist, Maltose aber als Produkt des Stärkeabbaues vorkommt, so frägt es sich, ob diese Disaccharide als *solche* weitere Verwendung finden, oder ob sie erst in der genannten Weise *hydrolysiert* werden müssen. Eine definitive Entscheidung in dieser Alternative steht noch aus. Zunächst ist auf die Keimung der Rübe hinzuweisen, wo zweifellos der Rohrzucker in Invertzucker verwandelt wird. Auch konnte die zu dieser Spaltung nötige Invertase mit genügender Sicherheit in verschiedenen Pflanzenorganen konstatiert werden (vgl. Green 1901), so von Brown und Morris in den Blättern von Tropaeolum, von Kosmann in den Knospen von Bäumen, von O'Sullivan bei Gerstenkeimlingen, von van Tieghem und Green in Pollenkörnern; man kann also an einer weiten Verbreitung der Invertase kaum zweifeln. Aber damit ist natürlich noch lange nicht gesagt, daß nicht anderwärts Rohrzucker auch *direkt* verwendet werden kann. Noch schwieriger liegt die Sache bei der Maltose. Wir erwähnten (S. 182), daß nach Beijerinck durch eine bestimmte Diastase aus der Stärke auch Dextrose sich bilden soll; da könnte es sich also wohl um die Wirkung einer der Diastase beigemengten „Glukase" handeln. Eine solche ist für die Hefe ganz sicher gestellt, bei höheren Pflanzen aber ist über ihr Vorkommen nicht viel bekannt. Wir müssen also bei unseren späteren Betrachtungen damit rechnen, daß eventuell außer Dextrose und Laevulose auch noch Saccharose und

[1]) Emmerling (1901) konnte das freilich nicht bestätigen.

Maltose als wandernde Kohlehydrate auftreten, — wenn wir von anderen, wie Galaktose und Mannose etc., von denen noch wenig bekannt ist, ganz absehen.

Schon häufig ist gesagt worden, wie wenig genau wir über die Bildung stickstoffhaltiger Assimilate im Laubblatt orientiert sind. In erster Linie wird man wieder an Eiweißstoffe und Amide denken, die ja tatsächlich oft genug in Blättern gefunden werden. Die letzteren sind ohne weitere Veränderung wanderungsfähig, die ersten dürften wenigstens vielfach zuvor gespalten werden. Eine solche Eiweiß-Spaltung wird aber dadurch wahrscheinlich gemacht, daß man in verdunkelten Pflanzenteilen überall eine Anhäufung von Amiden nachgewiesen hat (Borodin 1878). Durch die Verdunkelung wird die Entstehung von Amiden nicht beeinflußt, wohl aber wird die Rückbildung von Eiweiß aus ihnen verhindert, und so erklärt sich ihre Anhäufung. Aber auch auf indirektem Wege wird man zu der Annahme einer Eiweißspaltung geführt. Es ist nämlich bei einer Reihe von saftigen Pflanzenteilen das Vorkommen eines tryptischen Enzyms nachgewiesen, und dieses dürfte wohl das bei der Assimilation gebildete Eiweiß lösen; wenigstens ist zurzeit keine andere Bedeutung desselben bekannt. Am genauesten untersucht ist ein Trypsin, das sich in der Frucht der Ananas findet und das von Chittenden (vgl. Green 1901, 198) den Namen Bromelin erhalten hat. Es wirkt sehr energisch lösend auf Fibrin wie auf Eieralbumin; unter den Reaktionsprodukten sind Peptone, Leucin und Tyrosin nachgewiesen. Wenn dieses Enzym auf die Frucht beschränkt sein sollte, würde es uns an dieser Stelle freilich nicht besonders interessieren, wo wir nach Enzymen in Laubblättern suchen. Aber auch ein anderes eiweißlösendes Enzym, das sog. Papaïn war zuerst nur in der Frucht des Melonenbaumes bekannt, bis Wurtz (1879) bei genauerer Untersuchung es auch in den Blättern auffand; so vermuten wir, daß auch das Bromelin in den Vegetationsorganen der Ananas noch aufgefunden werden dürfte. Weiter sind tryptische Enzyme noch von Marcano im Preßsaft mancher Agaveblätter, von Bouchut und Hansen im Saft der Feige (Ficus carica), endlich von Daccomo und Tommasi in Anagallis arvensis aufgefunden worden (Lit. Green 1901, 212; vgl. auch Fermi und Buscaglioni). Gegenüber der zweifellos ganz generellen Verbreitung der Diastase sind also die Angaben über das Vorkommen einer Protease noch sehr spärlich, und es wäre kühn, aus ihnen allein auf die Ubiquität eines solchen Enzyms zu schließen.

Literatur zu Vorlesung 13.

Borodin. 1878. Botan. Ztg. **36**, 801.
Brown and Morris. 1890. Journal Chem. Soc. Trans. **57**, 458.
— — 1893. Journal Chem. Soc. Trans. **63**, 604.
Butkewitsch. 1900. Ber. D. bot. Ges. **18**, 185 u. 358.
Emmerling. 1901. Berichte D. chem. Ges. **34**, 3810.
Fleissig. 1900. Physiol. Bedeutg. d. ölartigen Einschl. in Vaucheria, Diss. Basel.
Fermi u. Buscaglioni. 1899. Cbl. Bakt. II, **5**, 63.
Frank. 1866. Jahrb. wiss. Bot. **5**, 161.
Godlewski. 1877. Flora **60**, 215.
Green. 1887. Phil. Transact. **178** B, 39.
— 1890. Proc. Roy. Soc. **48**, 370.
— 1897. Phil. Transact. B **188**, 167.
— 1901. Die Enzyme. Deutsch von Windisch. Berlin.
Griessmayer. 1897. Die Proteide d. Getreidearten. Heidelberg.
Grübler. 1881. Journ. f. prakt. Chem. **131**, 97.

Hildebrand. 1884. Lebensverhältnisse d. Oxalisarten. Jena.
Holle. 1877. Flora **60**, 113.
Jentys. 1892. Bullet. Acad. d. Cracovie.
König. 1882. Chem. Zusammensetzung d. menschl. Nahrungsmittel. Berlin.
Medicus. 1803. Pflanzenphysiol. Abhandlungen **2**, 140.
Mohr. 1902. Centralbl. Bakt. II. Abt. **8**, 601.
Neumeister. 1894. Zeitschr. f. Biol. **30**, 447.
Newcombe. 1899. Annals of Botany **13**, 49.
Puriewitsch. 1897. Jahrb. wiss. Bot. **31**, 1.
Sachs. 1859. Botan. Ztg. **17**, 177; (Ges. Abh. **1**, 557).
Schmiedeberg. 1877. Z. f. physiol. Chem. **1**, 205.
Schmidt. 1891. Flora **74**, 300.
Schröder. 1901. Bot. Cbl. Beihefte **10**, 122.
Schulze. 1882. Versuchsstationen **27**, 357.
— 1890/92. Z. f. physiol. Chemie **14**, 227; **16**, 387.
Shorey. 1897. Zitiert nach Revue gén. de botan. 1902; **14**, 283.
Sigmund. 1890—92. Zitiert nach Green 1901.
Tschirch. 1900. Ber. D. pharm. Ges. **10**, 214.
Vines. 1891. Annals of Botany **5**, 409.
Weyl. 1877. Z. f. physiol. Chem. **1**, 72.
Wortmann. 1890. Botan. Ztg. **48**, 581.
Wurtz. 1879. Compt. Rend. **89**, 425.
Zaleski. 1902. Ber. D. bot. Ges. **20**, 426.

Vorlesung 14.

Die Verwendung der Assimilate III.

Die Wanderung und Verwandlung der gelösten Reservestoffe.

In den Reservestoffbehältern werden zu bestimmten Zeiten die Reservestoffe „mobilisiert", d. h. sie werden aus einer unlöslichen oder nichtdiffundierenden Form in eine lösliche und diffusible Form gebracht. Die Bedeutung dieser Veränderung liegt darin, daß jetzt diese Stoffe von Zelle zu Zelle wandern können, und solche Stoffwanderungen von den Ablagerungsstätten nach den Orten des Verbrauches sind in der Pflanze ungemein verbreitet. Für die Kohlehydrate des Laubblattes ist der Nachweis der Auswanderung außerordentlich leicht zu führen, und es ist auch schon mehrfach auf diesen Prozeß hingewiesen worden. Man kann häufig beobachten, daß ein am Abend mit Stärke erfülltes Blatt am nächsten Morgen, nach einer warmen Nacht, stärkefrei ist, wenn es an der Pflanze geblieben ist, daß es aber nach dem Abschneiden seinen Gehalt an Kohlehydraten während der Nacht nur wenig verändert. Das beweist ganz klar die Existenz einer nächtlichen Auswanderung der Kohlehydrate im normalen Laubblatt. Aber auch am Tage steht diese Auswanderung nicht still.

Schwieriger ist der Nachweis einer Auswanderung stickstoffhaltiger Stoffe aus dem Laubblatt. Eingehende Untersuchungen über diese Frage scheinen nicht vorzuliegen. Es hat zwar Kosutany (1897) sorgfältige vergleichende Studien über den Gehalt der Rebenblätter an N-substanzen am Nachmittag und am Morgen vor Sonnenaufgang gemacht; leider hat er aber seine Berechnungen nicht auf gleiche Blattflächen, sondern auf gleiches Trockengewicht bezogen; er fand auf 100 g Trockensubstanz:

	Gesamt-N-substanz	Eiweiß	Nichteiweiß
Am Nachmittag	3,537	3,199	0,338
Am frühen Morgen	3,621	3,385	0,236

Er will aus diesen Zahlen den Schluß ziehen, im Laufe der Nacht finde eine Eiweißbildung aus Nichteiweiß (Salpetersäure, sowie Amiden) statt, und der Gesamtstickstoff nehme zu. Dieser Schluß scheint uns aber nicht stichhaltig. Wir wollen versuchen, seine Angaben einer Umrechnung auf gleiche Blattflächen zu unterziehen, indem wir die von Sachs gefundenen Werte für den Gewichtsverlust der Blätter von Helianthus und Cucurbita während der Nacht zugrunde legen.

	am Abend	am Morgen
Ein qm Helianthus (Trockensubstanz) wiegt	80,44 g	70,80 g
„ „ Cucurbita „ „	59,92 „	51,22 „
Zusammen	140,36 g	122,02 g
Also im Mittel 1 qm Blatt-Trockensubstanz:	70,00 g	61,00 g

Wenn also 70 g trockene Blattmasse am Abend die gleiche Fläche einnehmen wie 61 g am Morgen, dann entsprechen 100 g am Abend 87 g am Morgen; mit anderen Worten, eine bestimmte Blattfläche verliert durch Auswanderung an Assimilaten während der Nacht 13 Proz. ihres Trockengewichtes. Nehmen wir für die Rebe in Kosutanys Versuchen, um mit runden Zahlen zu rechnen, bloß einen Verlust von 10 Proz. an, so entsprechen 100 g am Nachmittag 90 g Blattsubstanz am Morgen; somit wäre auf gleiche Blattflächen bezogen Kosutanys Tabelle in folgende Form zu bringen:

	Ges.-N-substanz	Eiweiß	Nichteiweiß
Eine bestimmte Blattfläche enthält nachm.	3,539	3,199	0,338
Dieselbe Blattfläche enthält morgens	3,259	3,047	0,212

Bei einer solchen Kalkulation wäre also auf Auswanderung stickstoffhaltiger Substanz während der Nacht und nicht auf deren Zunahme im einzelnen Blatt zu schließen. Eine experimentelle Bestätigung unserer auf etwas unsicherer Basis stehenden Beweisführung wäre aber gewiß sehr wünschenswert.

Zu erwähnen haben wir, daß außer dieser täglichen auch gelegentlich noch eine andere Ableitung von Nährstoffen aus den Laubblättern stattfindet. Einmal funktionieren nämlich die immergrünen Blätter häufig als Reservestoffbehälter und entleeren sich im Frühjahr gerade so wie die Kotyledonen des Keimlings; dann aber treten auch aus dem Laubblatt, ehe es abstirbt, gewisse Stoffe in die überlebenden Teile der Pflanzen zurück. Man hat diese Stoffbewegung lange Zeit stark überschätzt, bis Wehmer (1892) zeigte, daß sie in keiner Weise bewiesen ist. Neuerdings haben aber Ramann (1898) bei Waldbäumen, sowie Fruwirth und Zielstorff (1901) für den Hopfen gezeigt, daß tatsächlich N, H_3PO_4 und K im Herbst aus den Blättern auswandern. Eine sehr große Bedeutung kann aber diesen Vorgängen kaum zukommen; deshalb möge diese kurze Notiz genügen.

Mit dem Nachweis einer Stoffauswanderung aus anderen Reservestoffbehältern wollen wir uns hier nicht aufhalten. Es ist zum Teil schon bei anderer Gelegenheit auf dieselbe hingewiesen worden, auch kommen wir im weiteren Verlauf unserer Untersuchung ganz von selbst noch auf sie zurück, wenn wir uns jetzt dazu wenden, die Ursachen der Stoffwanderung näher ins Auge zu fassen und dann die Wege festzustellen, auf denen sie sich vollzieht.

Zunächst ist auf einige rein physikalische Ursachen der Stoffwanderung hinzuweisen. Schon bei Besprechung der Samenkeimung mußte auch der Untersuchungen von Hansteen und Puriewitsch gedacht werden und dabei mußte ein Grundprinzip jeder Stoffwanderung in der Pflanze besprochen werden: die Diffusion. Ob dieselbe von Zelle zu Zelle, oder aus der Zelle in ein Außenmedium erfolgt, das ist ganz gleichgültig; notwendig für das Eintreten der Diffusion ist nur, daß die Lösung eines Körpers an zwei Punkten einen Konzentrationsunterschied besitzt. So sahen wir, daß beim Eintauchen der Grasendosperme in eine große Wassermenge allmählich deren vollkommene Entleerung erfolgt, während eine kleine Wassermasse bald soviel Zucker enthält, daß ein Diffusionsgefälle nicht mehr gegeben ist; mit dem Mangel an Ableitung des aus Stärke gebildeten Zuckers aber hört auch die Hydrolyse der Stärke auf, das Endosperm bleibt gefüllt. Ferner wurde erwähnt, daß die Entleerung noch schneller als durch Verwendung einer kleinen Wassermenge durch Eintauchen der Reservestoffbehälter in eine Zuckerlösung sistiert wird. Die gleiche Art der Entleerung fand Puriewitsch außer bei den Endospermen auch bei isolierten Kotyledonen, bei Knollenwurzeln, Rhizomen, Zwiebeln und sogar bei Zweigen. Vielleicht wird es auch bei geeigneter Versuchsanstellung gelingen, ein isoliertes, mit Assimilaten erfülltes Laubblatt zur Entleerung zu bringen. Mit den genannten Reservestoffbehältern gelang auch ein anderer, für das Prinzip der Stoffwanderung höchst wichtiger Versuch, für den sich die Endosperme offenbar deshalb nicht eignen, weil sie nach der Entleerung abzusterben pflegen. Wie bemerkt, kann man die Stoffableitung durch eine Zuckerlösung von geeigneter Konzentration hindern, steigert man aber deren Konzentration, so findet nun der umgekehrte Prozeß statt, der Zucker dringt in den Reservestoffbehälter ein und wird dort zu Stärke. Die Tatsache als solche ist ja im wesentlichen dieselbe, wie die S. 137 besprochene Stärkebildung aus von außen in Laubblätter eingeführtem Zucker. Hier ist sie aber aus zwei Gründen für uns von Interesse, auf welche wir bei der früheren Gelegenheit nicht acht hatten. Einmal zeigt sie uns, daß die Richtung des Stromes der Nährstoffe durch die Konzentration an zwei verschiedenen Punkten bestimmt wird. Ob Auswanderung oder Einwanderung von Stoffen in eine Zelle stattfindet, hängt wenigstens bis zu einem gewissen Grade von ihrer Umgebung ab; es kann also auch gleichzeitig an einer Zelle Aus- und Einströmen von Nährstoffen stattfinden, wenn ihre Nachbarzellen einerseits höhere, andrerseits geringere Konzentrationen desselben Nährstoffes aufweisen. Ebenso wie eine einzelne Zelle, kann dann auch ein ganzes Gewebe, das zwischen zwei anderen mit Konzentrationsdifferenz an Zucker liegt, vom Zucker durchströmt werden, solange diese Differenz erhalten bleibt. Es herrschen mit anderen Worten hier physikalische Verhältnisse, die wohl bekannt und leicht verständlich sind. — Die Wiederfüllung entleerter Reservestoffbehälter ist aber auch noch aus einem zweiten Grunde lehrreich. Sie zeigt, daß zum dauernden Bestehen des Diffusionsgefälles durchaus nicht immer eine dauernde Ableitung des gebildeten Zuckers (also eine sehr große Wassermenge in den Entleerungsversuchen) notwendig ist; die Ableitung kann auch durch Speicherung bezw. Umwandlung ersetzt werden. In der Tat wäre ja die Stoffbewegung in einen entleerten

Kotyledo bald zu Ende, wenn dieser nicht die Fähigkeit hätte, den einströmenden Zucker in Stärke zu verwandeln und so für neue Mengen Platz zu schaffen. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß das angeführte Prinzip der Diffusion: Unterhaltung eines Gefälles durch Ableitung oder Speicherung, nicht nur auf Zucker und Stärke, bei denen es bequem nachzuweisen ist, beschränkt ist, sondern daß es ebenso bei allen anderen Wanderstoffen wiederkehrt. Auch ist uns ja das Prinzip keineswegs neu, vielmehr ist es schon bei der Besprechung der osmotischen Verhältnisse der Zelle auseinandergesetzt, seiner Wichtigkeit wegen hier aber noch einmal wiederholt.

Das Diffusionsgefälle ist nun aber nicht der einzige maßgebende Faktor bei der Stoffwanderung. Ebenso wichtig ist die Permeabilität des Plasmas. Es wäre schlimm für die Pflanze, wenn alle Zellen in gleicher Weise die in ihnen aufgestapelten Reservestoffe nach außen diffundieren ließen, wie das in Puriewitschs Versuchen mit Reservestoffbehältern der Fall ist. Rasch müßte dann ein Strom von Stoffen nach den Wurzeln und von ihnen aus in den Boden gehen; die Existenz der Pflanze wäre überhaupt unmöglich. Soll die Pflanze nicht alle Reservestoffe durch Diffusion verlieren, so dürfen die Außenwandungen, die mit Wasser in Berührung stehen, die Reservestoffe nicht durchlassen. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt diese Impermeabilität bei Wurzeln und bei submersen Pflanzen in der Hautschicht des Protoplasmas, während bei oberirdischen Pflanzenteilen schon die impermeable Kutikula das Auswaschen des Zellinhaltes durch Regen unmöglich macht. Sehr erwünscht wären Studien, die etwas näher als es bisher geschah, mit der Frage sich beschäftigen, ob Permeabilität und Impermeabilität eine ein für allemal gegebene Eigenschaft des Protoplasmas einer bestimmten Zelle ist, oder ob, was wahrscheinlicher erscheint, die Eigenschaften des Protoplasmas nach den Anforderungen, die an sie gestellt werden, zu einer Variation befähigt sind. Es liegt eine ganze Reihe von Tatsachen vor, die man vielleicht in dem Sinne deuten könnte, die aber ebensogut auch auf einer komplizierteren Beeinflussung des Protoplasmas beruhen können. Jedenfalls beweisen sie, daß mit dem einfachen Prinzip der Diffusion ohne weiteres nicht auszukommen ist, daß wir es nicht mit einem einfachen osmotischen Apparat, sondern mit einem wechselvollen Organismus zu tun haben. Die Tatsachen, auf welche wir damit anspielen, sind auch schon früher erwähnt (S. 189). Wären bei der Entleerung von Reservestoffbehältern nur rein physikalische Verhältnisse maßgebend, so hätte in Puriewitschs Versuchen die künstliche Endospermentleerung nur durch solche Stoffe sistiert werden dürfen, die bei der Hydrolyse der Reserven sich bilden; tatsächlich wirkten aber auch solche Stoffe hemmend, die es nach den Diffusionsgesetzen nicht tun dürften, und insbesondere hatten auch Sauerstoff und Chloroform Einfluß auf den Entleerungsprozeß. Auch an einem anderen Objekte, an Blattstielen, konnte Czapek (1897) konstatieren, daß Abtöten oder Narkotisieren mit Chloroform die Ableitung der Assimilate hemmt, während Kohlensäureatmosphäre die Entleerung nicht beeinflußte.[1]) Die Möglichkeit, daß derartige Wirkungen auf einer Qualitätsveränderung der Plasmahaut beruhen,

[1]) Wortmann (B. Ztg. 1890) ist bezüglich der CO_2-wirkung zum genau entgegengesetzten Resultat gekommen.

muß zugegeben werden, es ist aber auch an eine weitgehendere Beeinflussung des ganzes Protoplasmagetriebes in der Zelle zu denken, womit dann die Annahme gemacht wäre, daß die Stoffwanderung kein so einfacher Prozeß wäre, wie wir bisher geglaubt haben.

Auch andere Gründe führen zu derselben Erkenntnis. Die Diffusion arbeitet viel zu langsam, um die in der Pflanze stattfindenden Stofftransporte allein leisten zu können. De Vries (1885) hat auf Stephans Berechnungen aufmerksam gemacht, wonach ein Milligramm NaCl, d. h. eines der am raschesten diffundierenden Salze, 319 Tage, also rund ein Jahr braucht, um sich aus einer 10-proz. Lösung einen Meter weit in Wasser hinein zu bewegen. Dieselbe Menge Rohrzucker würde $2^1/_2$ Jahre, Eiweiß gar 14 Jahre zum gleichen Erfolg gebrauchen. Die Langsamkeit der Diffusion kann man sehr anschaulich durch folgende Versuche dartun. Man bringt in eine lange, einseitig geschlossene Glasröhre ein gefärbtes Salz, z. B. Kupfersulfat, in fester Form und füllt Wasser oder eine nicht zu hoch konzentrierte Gelatine darüber. Die Diffusionsgeschwindigkeit ist in der letzteren ebenso groß wie in Wasser. Nach einer Woche ist das Kupfervitriol auf eine Höhe von 5 cm, nach fünf Wochen auf 13, nach 3 Monaten erst auf 20 cm gestiegen. Kehrt man die mit erstarrter Gelatine gefüllte Röhre um, so zeigt sich, daß die Schwere keinen Einfluß auf die Diffusion hat, was zur Beurteilung der Stoffwanderung in der Pflanze von Wichtigkeit ist.

Nach dem Ausfall dieser Versuche kann man nicht mehr zweifeln, daß durch einfache Diffusion solche Stoffmengen, wie sie z. B. in einer einzigen Nacht aus dem Laubblatt auswandern, nicht befördert werden können. Es müssen also beschleunigende Momente existieren. Dahin gehört vor allem eine mechanische Mischung, die durch Strömungen innerhalb der Zelle vollzogen wird. Solche rasche Stoffbewegungen kommen z. B. infolge ungleicher Erwärmung verschiedener Teile der Zelle zustande, vielleicht auch infolge elektrischer Ströme, die in den Pflanzen sehr verbreitet sind, sowie schließlich durch Protoplasmabewegung. Wird durch derartige Mittel in kurzer Zeit eine gleiche Konzentration eines bestimmten Stoffes in der einzelnen Zelle erzielt, so ist also schließlich die Diffusion nur noch nötig beim Uebergang von Zelle zu Zelle, beim Passieren der Zellwand und der zwei Plasmahäute, die ihr anliegen. Es ist nicht anzunehmen, daß die Zellwand der Diffusion wasserlöslicher Stoffe größere Schwierigkeiten in den Weg stellt. Tatsächlich sieht man ja auch die früher erwähnten Anilinfarbstoffe in sehr kurzer Zeit durch die Außenwand einer Algenzelle dringen, und die Zellwände zwischen den Parenchymzellen dürften in ihren Eigenschaften mit einer solchen Außenwand einer Algenzelle nahe übereinstimmen. In den Wänden aller Zellen finden sich aber mit großer Regelmäßigkeit Tüpfel, d. h. Stellen, an denen die Wand beiderseits im Dickenwachstum zurückgeblieben ist. Man stellte sich früher wohl vor, die Bedeutung der Tüpfel liege in einer Verkürzung des Weges, den diffundierende Stoffteilchen in der Membran zurückzulegen haben, und eine Konsequenz dieser Vorstellung war die Annahme, es sei gerade die Zellwand schwieriger zu durchwandern als das Protoplasma. Seitdem man aber weiß, daß die Tüpfel von zahlreichen, feinen Poren durchsetzt sind, und daß durch diese Poren das Protoplasma einer Zelle mit seinen Nachbarzellen, also schließlich sämtliche Protoplasten einer ganzen Pflanze untereinander zusammen-

hängen, muß man die Bedeutung der Tüpfel für die Stoffwanderung doch wohl anders deuten. Es wäre zunächst daran zu denken, daß geformte Teile des Plasmas oder ganze Stärkekörner durch diese Kanälchen gepreßt werden. Tatsächlich haben ja auch Miehe (1901) und Körnicke (1901) durch Membranen sogar Zellkerne treten sehen, die zweifellos ihren Weg durch solche Plasmabrücken genommen haben; aber solche Wanderungen sind bei der Feinheit der Kanäle nur unter hohen einseitigen Drucken möglich, wie sie in der Natur kaum vorkommen dürften; auch konnte Pfeffer (1892) in eigens zu diesem Zweck angestellten Beobachtungen keinen Durchtritt von Plasma durch die Poren der Tüpfelschließhaut wahrnehmen. Wenn demnach für den Massentransport die Bedeutung der Plasmabrücken mindestens zweifelhaft ist, so ist sie für Diffusionsbewegungen offenbar sehr groß. Wir werden uns vorstellen dürfen, daß das Plasma jeder Brücke aus Hautschichtund Innenplasma besteht; wenn dann die Hautschicht dieselbe Impermeabilität hat, wie sonst in der Zelle, so werden die Stoffe durch das Innenplasma diffundieren können. Dieses bildet freilich sehr enge Kanäle, aber sie sind erstens sehr zahlreich und zweitens sehr kurz, und wir wissen durch Brown (1900) (vgl. S. 148), daß bei passender Anordnung und Größe der Kanälchen die Diffusion gerade so groß sein kann, wie wenn die ganze Tüpfelschließhaut resorbiert wäre.

Nach diesen Erörterungen leuchtet es ein, daß eine Stoffleitung in langen Zellen, in denen wenig Scheidewände zu durchsetzen sind, leichter von statten gehen wird als in kurzen. Das gibt uns Veranlassung, uns nach den Geweben etwas näher umzusehen, die in der Pflanze der Stoffwanderung dienen. — Jede normale Parenchymzelle kann diese Funktion ausüben, und tatsächlich finden wir auch an bestimmten Stellen nur solche Zellen mit dieser Aufgabe betraut. Im Endosperm sind überhaupt nur Parenchymzellen vorhanden, ebenso fehlen andere Elemente an allen Vegetationspunkten. Es ist aber zu bedenken, daß gerade die Vegetationspunkte nur sehr langsame Wachstumsänderungen erfahren und dementsprechend auch keinen Anspruch auf rasche Stoffzuleitung machen. Unterhalb von ihnen, wo lebhafteres Wachstum stattfindet, ist aber die Gewebedifferenzierung weiter vorgeschritten und finden sich Zellen, die offenbar speziell der Stoffleitung, genauer gesagt der Leitung organischer Wanderstoffe, angepaßt sind. Das sind die Siebröhren, die nicht nur durch große Längserstreckung, sondern auch durch partielle Resorption der Querwände in den Siebtüpfeln besonders zu ihrer Funktion geeignet sind. Sie bilden bekanntlich lange Stränge, die neben den Gefäßsträngen herlaufen und mit ihnen zusammen die „Gefäßbündel" konstituieren. Halten wir uns z. B. an die Entleerung eines Blattes, das tagsüber assimiliert hat, und untersuchen wir die Rolle, die die Siebröhren dabei spielen. Schimper hatte (1885) einen interessanten Versuch mit Plantago gemacht, bei dem man ohne größere Störungen die Gefäßbündel aus dem Blattstiel herausnehmen kann, während das Blatt mit dem Stamm in Verbindung bleibt. Schimper fand nun, daß auch ein so präpariertes Blatt im Dunkeln seine Stärke in den Stamm ableiten kann, und er glaubte in den langgestreckten Zellen, die das Gefäßbündel umgeben, in der sog. „Leitscheide" die Leitungsorgane des Zuckers gefunden zu haben. Demgegenüber betont Czapek (1897), daß zwar an der Leitfähigkeit dieser Zellen nicht zu zweifeln sei, daß sie aber doch nicht ausgiebig genug sei, um den ganzen Stofftransport zu bewältigen;

dieser soll der Hauptsache nach in den Siebröhren stattfinden. Einen exakten Beweis hat Czapek freilich für seine Ansicht nicht liefern können, trotzdem hat sie eine hohe innere Wahrscheinlichkeit für sich. Er machte im Blattstiele von Vitis am Abend eines Sommertages Einschnitte, die die Hälfte der Gefäßbündel unterbrachen, und fand am Morgen den Teil der Lamina, der von diesen versorgt wird, noch mit Stärke erfüllt, den anderen dagegen entleert. Da in diesem Versuch nicht nur die Siebteile, sondern auch die Leitscheiden durchgetrennt waren, so kann man eigentlich keinen Beweis gegen Schimpers Ansicht aus ihm schöpfen, sondern nur schließen, daß offenbar das gewöhnliche Grundparenchym des Blattstiels zur Ableitung der Assimilate nicht ausreicht, daß ferner diese Ableitung nicht in der Querrichtung sich vollziehen kann und deshalb wohl in langgestreckten Organen erfolgt. Denselben Schluß kann man aus Ringelungsversuchen mit Bäumen ziehen. Entfernt man am astlosen Stamm einen Rindenring bis auf das Holz, so wird der unterhalb desselben liegende Teil des Baumes nicht mit Stärke erfüllt; dagegen häuft sich die Stärke oberhalb der Ringelstelle enorm an. Bleibt eine schmale Brücke von Rinde erhalten, die den oberen mit dem unteren Baumteil verbindet, so strömt in ihr Stärke bezw. Zucker abwärts, verbreitet sich aber nur langsam seitlich. Bekommt eine solche Brücke aber die Gestalt einer Treppe (ϟ), so findet keine Abwärtsleitung der Assimilate statt, da der horizontale Schenkel der Brücke nicht leitet. Im Baum kann also der Holzkörper die Assimilate nicht abwärts transportieren und in der Rinde findet die Leitung nur in der Längsrichtung statt. Dies könnte auf besonderen Fähigkeiten des Rindenparenchyms beruhen; wahrscheinlicher aber ist, daß eben die Siebröhren als Leitungsorgane funktionieren.

Nehmen wir Czapeks Hypothese von der Funktion der Siebröhren für richtig an, so bekommen wir etwa folgendes Bild von der Wanderung der Kohlehydrate aus den Assimilationsorganen. Der aus der Stärke entstandene Zucker gelangt eventuell nach Durchwanderung einiger Assimilationszellen und der Leitscheide in die Siebröhren.[1]) In ihnen kann er durch mechanische Mittel, Strömungen aller Art, rasch auf weite Entfernungen geleitet werden. Es kann also unter Umständen ein Siebröhrenstrang von mehreren Zentimetern oder Dezimetern Länge wie eine einzige Zelle funktionieren, er kann durch Diffusion am oberen Ende Zucker empfangen, am unteren abgeben; für dessen Bewegung in der Mitte scheinen aber z. B. Protoplasmaströme nicht in Anspruch genommen zu werden, da sie in Siebröhren zu fehlen pflegen (Strasburger 1891, 363), wohl aber kann man an Massenströmungen denken, die durch verschiedenen und wechselnden osmotischen Druck des umliegenden Parenchyms erzeugt werden. An angeschnittenen Siebröhren bemerkt man ja tatsächlich durch Druck der Nachbarzellen ein Austreten des Inhaltes. — Man darf aber durchaus nicht glauben, die Funktion eines Siebröhrenstranges sei nur in der Verbindung zweier entfernter Punkte zu suchen, in einer Verbindung nach Art einer Glasröhre. Nein, die Siebröhren stehen in ihrem gesamten Verlauf auch seitlich mit den Parenchymzellen des Siebteiles in Austausch und geben jeden Ueber-

[1]) G. Kraus (vgl. Pfeffer, Phys. 1, 592) fand 38 Proz. des Trockengewichtes der Siebröhren aus löslichen Kohlehydraten gebildet.

fluß an Kohlehydrat an diese ab, die durch reichliche Stärkebildung sich immer wieder zur Aufnahme neuer Stoffmassen bereit machen. Das Parenchym, das an die Siebröhren sich anschließt, wirkt wieder als Reservestoffbehälter und zwar, wenn wir uns an die Bäume halten, in einem doppelten Sinn. Einmal werden in ihm, wie in allen parenchymatischen Zellen der Markstrahlen, der Rinde und des Holzes, die für das nächste Frühjahr bestimmten Reservestoffe deponiert, dann aber — und dies nicht nur im Baumstamm, sondern auch in jedem Blattstiel — wird Stärke auch als sog. transitorischer Reservestoff in dem Siebparenchym abgelagert, d. h. der Ueberschuß von einströmendem Zucker wird aus den Siebröhren weggeführt und kann zu Zeiten, wenn ein direkter Nachschub aus den Blättern etc. aufhört, Verwendung finden. Solche transitorische Stärkebildung begleitet überall die Zuckerwanderung, einerlei ob sie in Siebröhren auf weite Entfernungen oder im Parenchym auf kurze Strecken stattfindet. Nach früher Besprochenem ist diese Stärkebildung auch leicht verständlich, da sie dazu dient, das zur Erzielung von Diffusion nötige Konzentrationsgefälle zu unterhalten.

Wenn wir so in die Siebröhren die Kohlehydratwanderung verlegen, so werden damit diese Organe überhaupt zu spezifischen Leitungsorganen der organischen Wanderstoffe. Denn für die Leitung des Eiweißes hat man sie schon lange in Anspruch genommen, und hat dabei besonders auf die offene Kommunikation von Glied zu Glied als ein Moment hingewiesen, das die Fortbewegung eines schwer diffundierenden Stoffes ermöglichen muß. Wir wollen auf die Translokation des Eiweißes und seiner Spaltungsprodukte nicht näher eingehen; das wenige, was darüber bekannt ist, zeigt, daß hier ähnliche Verhältnisse wie bei den Kohlehydraten herrschen. Erwähnt werden muß aber noch, daß auch Aschensubstanzen z. T. als solche, z. T. auch in organischer Bindung dieselben Wege einschlagen, wie Eiweiß und Zucker, nachdem sie von der Wurzel aus zunächst mit dem Wasserstrom in der Pflanze aufgestiegen und teilweise in andere Form übergeführt worden sind. Möglicherweise werden die Siebröhren auch durch Milchröhren in ihrer Funktion unterstützt (vgl. Haberlandt 1883, Schimper 1885, Gaucher 1900).

Es erübrigt noch auf eine Erscheinung einzugehen, die in besonderer Deutlichkeit bei den Bäumen beobachtet worden ist. Wenn bei diesen im Frühjahr die Stärke gelöst wird, so hat der Zucker, um zum Ziel der Verwendung zu gelangen, oft Wege von vielen Metern oder gar mehr als hundert Meter zurückzulegen. Damit mag es zusammenhängen, daß er andere Bahnen einschlägt als sonst, daß er nicht oder nicht ausschließlich in den Siebröhren aufsteigt, sondern dem Wasserstrom in den Gefäßen folgt, ähnlich wie das ja die von der Wurzel absorbierten Bodensalze tun. Diese Tatsache ist wieder aus Ringelungsversuchen zu schließen, wie sie schon Th. Hartig (1858) angestellt hat. Während, wie oben erwähnt, eine solche Rindenringelung die Füllung der basalen Stammteile mit Stärke verhindert, so sieht man, wenn sie nach deren Füllung im Herbst angelegt wird, im folgenden Frühjahr die ganze Stärke aus Holz und Rinde der Stammbasis verschwinden. Es kann nach A. Fischers (1890) Untersuchungen kein Zweifel mehr bestehen, daß die gebildete Glukose in dem Holzteil, und zwar in den Gefäßen, zu den austreibenden Blattorganen geleitet wird. Und da der Transpirationsstrom das nach Metern leistet,

was die Diffusion vielleicht nach Millimetern oder Mikren leistet, so sieht man den Vorteil ein, den die Pflanze aus dieser Einrichtung zieht. Da in den Blutungssäften einiger Bäume auch schon Amide und Eiweiß gefunden worden sind, so darf man wohl annehmen, daß auch das stickstoffhaltige Material denselben Weg einschlägt, wie die Kohlehydrate.

Th. Hartig und im Anschluß an ihn A. Fischer (1890) und Strasburger (1891) sind indes noch weiter gegangen. Sie behaupten, daß bei den Bäumen die Aufwärtsbewegung der Kohlehydrate im Frühjahr ausschließlich im Holzkörper erfolge, daß in der Rinde überhaupt nur Abwärtsbewegung stattfinden könne. Die Gründe, die für diese Ansicht ins Feld geführt worden sind, scheinen uns nicht ganz stichhaltig zu sein, und es wäre wohl möglich, daß erneute Versuche auch die Befähigung des Siebteils zur Leitung mobilisierter Reservestoffe nachweisen; es erscheint dies um so wahrscheinlicher, als in den Kräutern und Stauden die Gefäßbahnen für die Aufwärtsleitung der Reservestoffe gar nicht in Anspruch genommen werden sollen, und ein solch prinzipieller Unterschied zwischen holzigen und krautartigen Teilen nicht recht verständlich wäre.

Das Ziel der Wanderstoffe sind stets die Stellen der Pflanze, an denen ein lebhafter Verbrauch von Stoffen stattfindet. Je rascher an der Verbrauchsstätte die Umwandlung der zuwandernden Stoffe vor sich geht, desto größer bleibt das Diffusionsgefälle zwischen den Endpunkten der Bewegung, desto schneller erfolgt die Bewegung. Aber auch die Lösung von Reservestoffen wird beschleunigt, wenn die Ableitung der gelösten Stoffe schnell von statten geht. In der Natur sind nun ganz bestimmte Organe als Verbrauchsstätten, andere als die Lieferanten derselben gekennzeichnet. Ein Stoffbedarf findet vor allen Dingen an allen Vegetationspunkten statt. Hier werden zwar nicht sehr große Stoffmassen in kurzer Zeit beansprucht, dafür aber findet andauernd Produktion von Zellen statt, dementsprechend sind Substanzen zur Ausbildung der Zellwand, des Protoplasmas und der Turgorstoffe so ziemlich das ganze Jahr durch nötig. Denn wenn bei einem Baum auch die Streckung der diesjährigen Triebe vielfach rasch vollendet ist und sich ganz auf Kosten vorjährigen Materials vollziehen kann, so beginnt doch schon wieder früh im Jahre die Anlage der nächstjährigen Knospen, deren Entwicklung vielfach sogar den Winter hindurch langsame Fortschritte machen dürfte. Daneben ist das Cambium im Baume tätig, das zu lang dauernder Holz- und Bastproduktion wiederum eines ständigen Zuflusses an Nährstoffen bedarf. Sodann kommt nach der Blüte die Ausbildung von Frucht und Same und endlich die Füllung der Magazine in Wurzel und Stamm, von unten beginnend und allmählich nach oben fortschreitend. Ueberall sehen wir als wandernde Materialien die viel genannten Stoffe: Zucker, Eiweiß, Amide auftreten, überall sehen wir ferner die bekannten Reservestoffe sich transitorisch oder für längere Zeit aus ihnen bilden. Von den Bäumen unterscheiden sich die einjährigen Pflanzen nur darin, daß ihre Reservestoffablagerung auf die Samen beschränkt ist, und der Unterschied zwischen Bäumen und perennierenden Stauden liegt darin, daß bei letzteren die Reservestoffe in unterirdischen, nicht in oberirdischen Behältern deponiert werden.

Eine Stoffabgabe findet normalerweise aus allen Reservestoffbehältern statt. Die Pflanze ist aber befähigt, unter anomalen

Bedingungen Stoffverbrauch und Stoffabgabe auch an anderen als den normalen Orten eintreten zu lassen. Wenn wir z. B. die Vegetationspunkte ganz entfernen, und dafür sorgen, daß ihre Neubildung unmöglich ist, dann können auch beliebige Organe zu Zentren des Verbrauchs werden (vgl. die Versuche Voechtings, Vorl. 26), und wenn wir Vegetationspunkte im Hungerzustand wachsen lassen, so können sie auch aus älteren Teilen der Pflanze Stoffe an sich reißen und zwar in solchem Maße, daß die älteren Organe absterben. Bei Dunkelkultur sieht man in der Tat häufig genug ein Wachstum der Spitze sich auf Kosten älterer absterbender Blätter vollziehen.

Wir haben jetzt, am Schlusse unserer Vorlesung und überhaupt zum Abschluß unserer Betrachtungen über Stoffwandlung und Stoffwanderung, die Veränderungen zu betrachten, die mit den Wanderstoffen an ihrem Ziele vor sich gehen. Am mannigfachsten sind diese Veränderungen jedenfalls dann, wenn die Wanderstoffe zu Bauzwecken verwendet werden. Man vergleiche nur die relativ einfachen Körper, die wandern, im wesentlichen lösliche Kohlehydrate, Amidosubstanzen und Mineralstoffe, mit dem komplizierten Aufbau der Zellen, die aus ihnen hervorgehen. Ueber diese Stoffmetamorphosen sind wir noch sehr wenig aufgeklärt. Verständlicher sind uns schon die Vorgänge, wenn aus den Wanderstoffen wieder Reservestoffe werden, also im ganzen wieder dieselben Substanzen, aus denen sie hervorgegangen sind. Aber auch hier sind noch manche Fragen zu besprechen. Wenn z. B. aus der wandernden Glukose Stärke wird, oder Reservecellulose, so kennen wir die näheren Umstände der Verwandlung nicht; wir können nur sagen, die Veränderungen sind keine sehr großen, und es ist eine Frage der Zeit, wann uns die Chemie diese Vorgänge ganz aufklären wird. Nicht so einfach ist das mit dem Eiweiß. Dies zerfällt ja, wie wir sahen, in Körper, die sich in ihrer Konstitution weit von ihm entfernen. Findet die Keimung am Licht statt, so kommt es zu keiner nennenswerten Anhäufung solcher Amidosubstanzen, weil sie offenbar an den Verbrauchsstätten sofort wieder in Eiweiß umgewandelt werden. Läßt man aber die Samen im Dunkeln keimen, so häufen sich diese Stoffe in solchen Mengen an, daß man ihre Kristalle nach Ausfällen mit Alkohol außerordentlich leicht unter dem Mikroskop wahrnehmen kann. Im Dunkeln sind also offenbar die Bedingungen zur Eiweißregeneration nicht gegeben, und deshalb ist die Dunkelkultur stets verwandt worden, wenn es sich darum handelte, die Amidosubstanzen in größerer Menge zu gewinnen. Vergleicht man nun die im verdunkelten Keimling auftretenden Amidosubstanzen mit denen, die bei der Eiweißzerspaltung durch Säuren oder Enzyme außerhalb der Pflanze erhalten werden, so zeigen sich da mehrere auffallende Unterschiede. Einmal findet sich in der Pflanze gewöhnlich besonders reichlich Asparagin und Glutamin, während außerhalb die naheverwandten Stoffe Asparaginsäure und Glutaminsäure auftreten. Dann sind die Mengenverhältnisse der einzelnen Aminosäuren in der Pflanze und außerhalb durchaus nicht gleich; in den Pflanzen tritt gewöhnlich ein Stoff dominierend auf, und es zeigen sich in dieser Hinsicht große Differenzen zwischen Pflanzen verschiedener Verwandtschaft. So findet sich bei Leguminosen- und Gramineenkeimlingen besonders reichlich Asparagin, bei Cruciferen, Ricinus, Cucurbita Glutamin, bei Coniferen Arginin. Diese Unterschiede sind aber

nicht etwa durch die verschiedene Zusammensetzung der Reserveeiweißstoffe der betreffenden Samen zu erklären; denn auch bei der einzelnen Spezies findet man die in Rede stehenden Körper nicht immer im gleichen Verhältnis. E. Schulze (1898), der sich am eingehendsten mit diesen Fragen abgegeben hat, stellt die Hypothese auf, daß in der Pflanze wie außerhalb stets die gleichen Zersetzungsprodukte aus dem Eiweiß entstehen, — in der Pflanze aber findet dann eine nachträgliche Veränderung statt, die die einzelnen Produkte der hydrolytischen Zerspaltung in verschiedenem Maße betrifft. Veränderungen in der Zusammensetzung des Gemisches von organischen stickstoffhaltigen Körpern können direkt durch die Analyse festgestellt werden. Dies zeigt z. B. der Vergleich einer Analyse von 1 wöchentlichen Pisumkeimlingen mit solchen von 3 Wochen:

	Leucin	Tyrosin	Arginin	Asparagin
1 Woche:	reichlich	spärlich	vorhanden	fehlt
3 Wochen:	viel weniger	verschwunden	fast verschwunden	sehr reichlich

Ferner konnte Schulze in den Kotyledonen der Lupine nur Arginin und Amidosäuren, aber kein Asparagin auffinden, während letztere Substanz sich in der Keimachse anhäuft; entsprechend fehlt in den Kürbißkeimblättern das Glutamin, das sich im Stengel reichlich sammelt. Schließlich zeigen auch die ausgeführten quantitativen Analysen, daß das Auftreten von Asparagin nicht mit dem Verschwinden von Eiweiß, sondern von Aminosäuren Hand in Hand geht.

Schulze nimmt nun an, daß die zunächst aus dem Eiweißmaterial entstehenden Aminosäuren, neben denen vielleicht auch primär Asparagin und Glutamin entstehen mögen, weiter bis zu Ammoniak zerfallen; aus diesem aber soll bei Gegenwart geeigneter Kohlehydrate — etwa Glukose — Asparagin und Glutamin gebildet werden. Diese Amide wären also der Hauptmasse nach nicht Produkte der Zersetzung; sie stellten vielmehr schon die Anfänge einer Synthese vor, und ihre Bildung ist vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus nicht unbegreiflich. Nach Hansteens Versuchen erscheinen ja die Aminosäuren, soweit sie untersucht sind, viel weniger zur Eiweißbildung geeignet als Ammoniak oder die beiden genannten Amide; eine Anhäufung von Ammoniak aber wäre unvorteilhaft, weil dieser Körper, der übrigens mehrfach in Spuren nachgewiesen werden konnte, in größerer Menge leicht giftig wirkt. — Diese Hypothese von Schulze, für die neuerdings auch Balicka-Iwanowska (1903) eingetreten ist, scheint uns auf diesem schwierigen Gebiete die zurzeit bekannten Tatsachen am besten zu erklären, doch bleibt auch für sie noch manches zu tun übrig, ganz abgesehen davon, daß die Entstehung von Asparagin aus Ammoniak und Glukose rein chemisch noch durchaus nicht näher diskutierbar ist.

Eine neue Schwierigkeit erhebt sich, wenn wir untersuchen wollen, wie aus den Aminosäuren oder den Amiden Eiweiß entsteht. Daß der Prozeß am Licht stattfindet, ist nicht zu bezweifeln, und wir verdanken Pfeffer (1873) den weiteren Nachweis, daß das Licht hierbei eine indirekte Rolle spielt.[1]) Beleuchtung in kohlensäurefreier Luft führt nämlich nicht zum Verschwinden der Amidosubstanzen; es müssen demnach gewisse, bei der Kohlenstoffassimilation entstehende,

[1]) Balicka-Iwanowska (1903) macht es wahrscheinlich, daß das Licht auch eine direkte Wirkung hat.

Produkte zur Eiweißbildung nötig sein. Man wird auch hier wieder um so mehr an Kohlehydrate denken, als bei geeigneter Zufuhr von solchen auch im Dunkeln Eiweißregeneration stattfinden kann (vgl. S. 174). Mit der Konstatierung dieser Tatsache ist aber das chemische Rätsel einer Eiweißbildung aus Glukose und Asparagin noch lange nicht gelöst. Jedenfalls muß die Glukose bei diesem Prozeß eine gründliche Aenderung erfahren, denn es ist nicht daran zu denken, daß sie ausschließlich als „Kohlehydratkern" in das Eiweißmolekül eintrete; es ist nicht einmal sicher, ob ein solcher in den pflanzlichen Eiweißen überhaupt vorkommt. So gut aber im Tierkörper aus Eiweiß Kohlehydrate gebildet werden können, so müssen wir auch den umgekehrten Prozeß in der Pflanze für möglich halten.

Neben der Regeneration von Eiweiß aus seinen Zerfallsprodukten hat uns endlich hier noch die Bildung des Fettes zu beschäftigen, das wir in der vorigen Vorlesung als gegebenen Reservestoff in den Samen hinnahmen. Wohl findet sich das Fett auch in den Vegetationsorganen, und nach gewissen Angaben in der Literatur wäre zu vermuten, daß es auch in diesen als Fett oder nach vorheriger Spaltung in Glycerin und Fettsäure wandere; aber daß die ganze Masse von Fett eines Samens als solche eingewandert sei, wird niemand annehmen wollen. Vielmehr sieht man zu den fetthaltigen Samen dieselben Stoffe wandern, wie zu den fettarmen, also Kohlehydrate, oder z. B. bei der Olive Mannit, von dem auch sonst bekannt ist, daß er Kohlehydrate ersetzt. Auch finden sich in allen fettreichen Samen (Pfeffer 1872) in der Jugend reichliche Mengen von Stärke und erst im Moment der Reife tritt an deren Stelle das fette Oel. Dies geschieht nicht in der Weise, daß man annehmen könnte die Stärke werde veratmet, in Wasser und Kohlensäure umgewandelt, und Fett wandere von außen ein; vielmehr muß das Fett aus der Stärke hervorgehen, und man sieht es tatsächlich auch an unreif abgetrennten Samen auftreten, bei denen eine Einwanderung von außen unmöglich ist. Wie wir früher bei der Keimung des Samens eine Verwandlung der Fette in Kohlehydrate konstatieren, so sehen wir jetzt, daß bei der Samenreife Stärke in Fett umgewandelt wird. Vom chemischen Standpunkt aus ist diese Verwandlung eine außerordentlich tiefgreifende: die Entstehung eines sehr sauerstoffarmen Körpers aus einem relativ sauerstoffreichen. Auch ist eine damit irgendwie zu vergleichende chemische Reaktion außerhalb der Zelle noch nicht beobachtet worden. So müssen wir uns zurzeit mit der Beobachtung der Tatsache begnügen, ohne in das Wesen der Erscheinung tiefer eindringen zu können. Erwähnt muß aber werden, daß die Verwandlung von Kohlehydrat zu Fett nicht nur auf die Samen beschränkt ist. Auch in unseren Bäumen erfährt die Stärke, wenigstens teilweise, während des Winters eine Verwandlung in Fett, und im Frühjahr wird wieder Stärke aus Fett regeneriert. Die beiden Prozesse hängen in verschiedener Weise von der Temperatur ab (A. Fischer 1890); niedere Temperatur wirkt auf Fettbildung, höhere auf Stärkebildung hin. Demnach kann man mitten im Winter in abgeschnittenen Zweigen durch Einbringen in ein warmes Zimmer eine Stärkeregeneration erzielen. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist noch recht rätselhaft und ihre physiologischen Ursachen sind auch noch wenig aufgeklärt. Eine Zunahme der Stärkelösung mit der Abnahme der Temperatur ist auch unabhängig von der Fettbildung bekannt; bei der Kartoffel z. B. beruht

das „Süßwerden" bei Temperaturen hart oberhalb 0° auf einer Zuckerbildung aus Stärke (Müller-Thurgau 1882), die eben durch niedere Temperatur befördert wird. Dieses Verschwinden der Stärke bei niedriger Temperatur läßt sich aus den Eigenschaften der Diastase nicht ableiten.

Wir haben jetzt die Verwandlungen einiger organischer Verbindungen in der grünen Pflanze kennen gelernt; jedoch haben wir nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl von chemischen Substanzen ins Auge gefaßt, nämlich die Eiweißkörper, die aus ihrer Zerspaltung resultierenden kristallinischen N-haltigen organischen Stoffe, die Fette und Kohlehydrate; — (mit den organischen Säuren werden wir uns erst in einer der nächsten Vorlesungen beschäftigen). Es gehören keine eingehenden chemischen Kenntnisse dazu, um zu wissen, daß damit der Reichtum an organischen Verbindungen in der Pflanze auch nicht entfernt angedeutet ist. Man braucht nur an die Gerüche zu denken, die zahllosen Pflanzen eigentümlich sind, um sofort eine sehr große Gruppe von Stoffen weiter Verbreitung vor Augen zu haben: die ätherischen Oele, Harze etc. Weiter erinnern wir an die Farben, die namentlich in der Blütenregion in bunter Mannigfaltigkeit aufzutreten pflegen, aber auch in den Vegetationsorganen nicht nur durch das Chlorophyll vertreten zu sein brauchen. Schließlich nennen wir noch als Körper, denen viele Pflanzen ihre Gift- oder Heilwirkung verdanken, die Glykoside und Alkaloide. Wenn solche Stoffe in einer bestimmten Pflanze immer wieder in gleicher Weise aufzutreten pflegen, so müssen sie so gut wie Zucker, Eiweiß etc. Stoffwechselprodukte sein, und es muß auch bei ihnen die Frage erhoben werden: „wie bilden sie sich, was wird aus ihnen, und was für eine Bedeutung haben sie für die Pflanze"? Wenn wir auf diese Fragen bei der Besprechung des Stoffwechsels der grünen Pflanze nicht eingegangen sind, so geschah das, nicht weil sie interesselos wären, sondern weil die bisherigen Untersuchungen noch durchaus zu keinem, auch nur einigermaßen abschließenden Resultat gekommen sind. Von vielen der genannten Stoffe wissen wir, daß sie im Stoffwechsel der Pflanze nicht weiter verwendet werden, man kann sie somit als wertlose Endprodukte, als Abfallprodukte betrachten. Eine solche rein chemische Auffassung ist aber zweifellos einseitig. Auch die Zellmembran findet in der Mehrzahl der Fälle im „Stoffwechsel" keine weitere Verwendung, und dennoch wird sie niemand als „Abfallprodukt" betrachten wollen, da sie für das Leben des Organismus von größter Wichtigkeit ist. Aehnliche Beispiele ließen sich noch in Menge beibringen; es folgt aus ihnen, daß auch die sog. „biologische" Bedeutung der Stoffe Beachtung fordert, und eine solche ist gerade für Riechstoffe, Farbstoffe, Alkaloide und Glykoside etc. vielfach gesucht und mit geringerem oder größerem Glück auch gefunden worden. Ein Eingehen auf diese Seite unserer Frage würde uns hier zu weit vom eigentlichen Thema abführen, und deshalb müssen wir uns mit dieser Andeutung begnügen.[1])

[1]) Es soll aber doch wenigstens einige Literatur über Chemie, Physiologie und Biologie dieser Stoffwechsel-Endprodukte hier angeführt werden:
Aetherische Oele, Harze etc.: Tschirch 1900: Die Harze und die Harzbehälter, Berlin. H. Müller 1873: Die Befruchtung der Blumen, Leipzig. Detto 1903: Flora 92, 147.
Farbstoffe: Roscoe, Ausf. Lehrbuch d. Chemie, Bd. 8, 1901. H. Müller 1873:

Literatur zu Vorlesung 14.

Balicka-Iwanowska. 1903. Bull. Acad. Cracovie.
Czapek. 1897. Sitzungsber. Wien. Akad. Math. nat. Kl. **106**, I, 117.
Fischer, Alfr. 1890. Jahrb. wiss. Bot. **22**, 73.
Fruwirth u. Zielstorff. 1901. Versuchsstationen **55**, 9.
Gaucher. 1900. Annal. sc. nat. VII, **12**, 241.
Haberlandt. 1883. Sitzungsber. Wien. Akad. Math. nat. Kl. I, **87**, 1.
Hartig, Th. 1858. Botan. Ztg. **16**, 332.
Koernicke. 1901. Sitzungsber. Niederrhein. Ges.
Kosutany. 1897. Versuchsstationon **48**, 13.
Miehe. 1901. Flora **88**, 105.
Müller-Thurgau. 1882. Landw. Jahrb. **11**, 751.
Pfeffer, 1872. Jahrb. wiss. Bot. **8**, 485.
— 1873. Monatsber. Berl. Akad.
— 1892. Stud. zur Energetik, Abh. Sächs. Ges. **18**, 275.
Ramann, E. 1898. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, Ref. Bot. Ztg. **56**, 231.
Schimper. 1885. Botan. Ztg. **43**, 756.
Schulze, E. 1898. Z. f. physiol. Chem. **24**, 18; ibid. **30**, 241.
Strasburger. 1891. Bau u. Verrichtung d. Leitungsbahnen. Jena.
de Vries. 1885. Botan. Ztg. **43**, 1.
Wehmer. 1892. Landw. Jahrbücher **21**, 513.
Wortmann. 1890. Botan. Ztg. **48**, 581.

Vorlesung 15.

Die Assimilation des Kohlenstoffes und des Stickstoffes bei Heterotrophen.

Wir verlassen jetzt die autotrophe Pflanze und wenden uns zur Betrachtung der heterotrophen; dieser geht das Vermögen, aus Kohlensäure Kohlehydrat zu bilden, eventuell auch die Fähigkeit aus Nitraten oder Ammoniak Eiweiß herzustellen, ab. Sie ist auf vorgebildete organische Substanz angewiesen — in der Natur also auf eine Nahrung, die von anderen, nämlich autotrophen Pflanzen herrührt. Der so definierte Gegensatz scheint indes schroffer, als er in Wirklichkeit ist. Denn einmal sind bei der autotrophen Pflanze in Beziehung auf Kohlenstofferwerbung ja nur ganz bestimmte Zellen, die chlorophyllhaltigen, wirklich autotroph, und alle anderen verhalten sich tatsächlich heterotroph; wir haben besprochen, daß alle unterirdischen Organe, aber auch schon der Stamm, ferner alle wachsenden Teile, die Vegetationspunkte, die Keimpflanzen etc. durchaus auf vorgebildete organische Substanz angewiesen sind. Es kommt dann weiter in Betracht, daß auch das Laubblatt, also das spezifische Organ der autotrophen Ernährung unter gewissen Bedingungen ausschließlich auszugeführten Kohlehydraten etc. aufgebaut werden kann (Jost 1895). Wenn es im allgemeinen nicht gelingen will, höhere Pflanzen unter Ausschluß der Kohlensäure rein heterotroph zu ernähren, so liegt das anscheinend mehr an rein experimentellen als an prinzipiellen Schwierigkeiten. Auch scheint es in einigen Fällen (Laurent 1898)

Die Befruchtung der Blumen, Leipzig. Stahl 1896: Bunte Laubblätter (Annales Buitenzorg **13**, 137).
Alkaloide und Glykoside: Roscoe: Ausf. Lehrb. d. Chem., Bd. 8, 1901. van Rijn 1900: Die Glykoside, Berlin. Pictet 1900: Die Pflanzenalkaloide, Berlin. Stahl 1888: Pflanzen und Schnecken (Jen. Ztschr. f. Naturw. **22**).

gelungen zu sein, diese zu überwinden. In der Natur lebt freilich die typische „autotrophe Pflanze“ durchaus von selbsterzeugten Kohlehydraten, aber es gibt auch „atypische“ Spezies, die je nach äußeren Umständen autotroph oder heterotroph zu leben vermögen (Euglena, Zumstein 1899).

Wenn also der Gegensatz zwischen autotrophen und heterotrophen Organismen nicht so grundsätzlich ist, wie er zunächst klingt, so werden wir auch bei Besprechung der Ernährung und des Stoffwechsels der Heterotrophen nichts prinzipiell Neues erwarten dürfen. Dennoch ist es berechtigt, den Heterotrophen eine besondere Behandlung zuteil werden zu lassen, da sie in vielen Beziehungen eigenartige Verhältnisse aufweisen, auch für das Studium mancher Fragen ungleich besser geeignet sind, als die Autotrophen.

Nicht selten geben schon äußere Merkmale, die Gestalt der Pflanze und ihre Lebensweise, bestimmte Kriterien ab, aus denen man entnehmen kann, ob sie sich autotroph oder heterotroph ernährt. Da die Zerlegung der Kohlensäure an das Vorhandensein von Chlorophyll gebunden ist, so wird man aus dem Fehlen dieses Farbstoffes schon auf ein Bedürfnis des Organismus nach organischer C-haltiger Materie schließen können. Und in der Tat hat das Experiment bei der großen Mehrzahl von Bakterien und Pilzen diesen Schluß bestätigt. Andrerseits erweckt das konstante Vorkommen eines Organismus in Substraten, die reich an organischer Substanz sind, den Verdacht der heterotrophen Lebensweise, auch wenn Chlorophyll ausgebildet wird. Es kann ja ein Bedürfnis nach organisch gebundenem Stickstoff, nach organisch gebundenem Schwefel, Phosphor oder anderen Aschenbestandteilen vorliegen, es braucht sich durchaus nicht immer gerade um den Kohlenstoff zu handeln. Am auffallendsten ist es zweifellos, wenn als „an organischer Substanz reiches Substrat“ ein lebendiger anderer Organismus, Tier oder Pflanze dient, wenn also die Lebensweise eine *parasitäre* ist. Ein ganzes Heer von Pilzen, doch auch vereinzelte höhere Pflanzen, z. B. Lathraea, Orobanche, zeigen auf diese Weise die heterotrophe Lebensweise an; auch fehlt ihnen meistens das Chlorophyll. Ein farbloser Parasit muß sich aber in seiner Ernährung offenbar ähnlich verhalten wie ein farbloses Organ, z. B. die Wurzel, einer autotrophen Pflanze. Man sollte daher glauben, es sei zweckmäßig, an unsere Betrachtung der autotrophen Pflanzen gleich die der Parasiten anzureihen. In Wirklichkeit wissen wir aber gerade über die Ernährung dieser ganz besonders wenig und sind viel besser über das Verhalten gewisser Schimmelpilze und Bakterien unterrichtet, die auf toten organischen Stoffen vorkommen. Während die Parasiten stets auf ganz bestimmte Pflanzen, oft auf eine einzelne Spezies oder Rasse angewiesen sind, können viele *Saprophyten* — so nennen wir heterotrophe Organismen, die von totem organischem Material leben — mit höchst verschiedenen Substraten auskommen und eignen sich deshalb ausgezeichnet zu einem näheren Studium der Nährstoffe, die ihnen das Leben ermöglichen. Mit solchen Pflanzen, speziell mit ihrem Bedürfnis an organischer C-haltiger Substanz beginnen wir.

Das Bedürfnis der Schimmelpilze an Aschensubstanzen wurde früher schon berührt, es genügt also, hier daran zu erinnern, daß im wesentlichen die gleichen Stoffe, die eine höhere Pflanze bedarf, auch für Schimmelpilze nötig sind; ein Unterschied besteht zwischen beiden nur in dem einen Punkt, daß die Pilze mit *einem* der Erdalkalien

(Ca oder Mg) auskommen, die in höheren Pflanzen beide unentbehrlich sind. Um die C-quellen unserer gewöhnlichen Schimmelformen zu studieren, stellen wir eine Nährlösung her, die neben Aschensubstanz etwa noch salpetersaures Ammoniak zur Deckung des Stickstoffbedarfes enthält, setzen dieser Lösung verschiedene C-haltige Stoffe zu und bringen einige Sporen von Aspergillus niger oder Penicillium glaucum darauf. Aus dem Gedeihen der Pilze können wir Rückschlüsse auf den Nährwert der C-quelle machen, wir können z. B. mit Leichtigkeit feststellen, daß Zucker ein sehr guter Nährstoff ist, daß dagegen manche Säuren, wie Ameisensäure oder gar Oxalsäure sehr schlecht oder gar nicht zu ernähren vermögen. Umfassende Studien in dieser Hinsicht verdanken wir namentlich Pasteur (1860 und 1862), Nägeli (1879 und 1882) und Reinke (1883). Sie haben festgestellt, daß tatsächlich eine außerordentlich große Menge von C-Verbindungen den Schimmelpilzen als Nährstoffe dienen können, nämlich: Kohlehydrate, Alkohole, organische Säuren, Fette, Amidosubstanzen, Peptone etc. Um ein Bild von den konstatierten Verschiedenheiten zu geben, wollen wir einige Beispiele anführen, in denen die Stoffe nach ihrem Nährwert in absteigender Folge angeordnet sind.

Nägeli (1882) gibt für Schimmelpilze im allgemeinen folgende Reihe an: 1. Zucker, 2. Mannit, Glycerin, Leucin, 3. Weinsäure, Citronensäure, Bernsteinsäure, Asparagin, 4. Essigsäure, Aethylalkohol, Chinasäure, 5. Benzoesäure, Salicylsäure, Propylamin, 6. Methylamin, Phenol.

Pfeffer (Phys. I, 372) hat diese Reihe, neueren Erfahrungen entsprechend, in folgender Weise umgeordnet: 1. Zucker, 2. Pepton, 3. Chinasäure, 4. Weinsäure, 5. Citronensäure, 6. Asparagin, 7. Essigsäure, 8. Milchsäure, 9. Aethylalkohol, 10. Benzoesäure, 11. Propylamin, 12. Methylamin, 13. Phenol, 14. Ameisensäure.

Duclaux (1885, 1889) findet speziell für Aspergillus: 1. Dextrose, 2. Rohrzucker, 3. Lactose, 4. Mannit, 5. Alkohol, 6. Essigsäure, 7. Weinsäure, 8. Buttersäure.

Laborde (1897) hat mit Aspergillus einen anderen Schimmelpilz (Eurotiopsis Gayoni) verglichen und gefunden, daß er Rohrzucker und Weinsäure nicht auszunutzen vermag, dagegen mit Milchsäure auskommt, die für Aspergillus ganz ungeeignet ist.

Endlich findet Went (1901) für Monilia sitophila folgende Reihe: Kohlehydrate, Essigsäure, Mannit, Glycerin, Milchsäure, Aepfelsäure, Aethylalkohol, Aethylacetat, Weinsäure; eine Anzahl anderer Säuren sind schlechte Nährstoffe, Ameisensäure und Benzoesäure können gar nicht verwertet werden.

Eine Anführung weiterer Beispiele hätte keinen Zweck, denn ein Vergleich der Resultate verschiedener Autoren ist zurzeit leider nicht erlaubt, da gewisse Einflüsse, auf die wir jetzt zu sprechen kommen, nicht gleichmäßig beachtet worden sind. So kann z. B. die Nährfähigkeit einer bestimmten C-substanz vom Alter des Pilzes abhängen; es kommt nicht selten vor, daß bei der Keimung höhere Ansprüche gestellt werden als später: Aspergillus keimt z. B. auf Lactose und Mannit ganz schlecht, während eine etwas ältere Pflanze mit diesen Stoffen gut weiter wachsen kann. In zweiter Linie ist auch die Reaktion des Substrates zu beachten; in dieser Beziehung macht sich vor allen Dingen ein Unterschied zwischen den Schimmelpilzen und Bakterien geltend. Erstere lieben schwach saure, letztere schwach alkalische Lösungen. In beiden Fällen wirkt aber ein Uebermaß der

freien Säure bezw. des freien Alkalis entwicklungshemmend. — Auch die Qualität des N-materials hat Einfluß auf die Nährtüchtigkeit einer bestimmten C-quelle. So ist z. B. die Glukose die beste C-quelle für Monilia sitophila, wenn Pepton zur Deckung des N-bedarfes dient; gibt man aber statt Pepton Asparaginsäure, so ist Rohrzucker der Glukose bei weitem überlegen (Went 1901). Daß auch die Konzentration der Nährlösung von Wichtigkeit ist, versteht sich eigentlich von selbst, doch haben gerade die Schimmelpilze eine wunderbare Fähigkeit, sich hohen Konzentrationen anzupassen, wie sie sich nur noch bei keimenden Pollenkörnern wiederfindet (Correns 1889). Die hohen osmotischen Leistungen konzentrierter Zuckerlösungen wurden früher erwähnt. Die auf solchen keimenden Schimmelpilze müssen also einen viel höheren osmotischen Druck entwickeln, als er sonst in Pflanzenzellen üblich ist, da sie andernfalls plasmolysiert werden würden. Eschenhagen (1889), der im Leipziger Institut Studien über diese Fragen angestellt hat, bekam als oberste Grenzen der Konzentration (in Gew.-Proz.), die unsere gewöhnlichen Schimmel noch ertragen können, folgende Werte:

	Glukose	Glycerin
Aspergillus niger	53 Proz.	43 Proz.
Penicillium glaucum	55 „	43 „
Botrytis cinerea	51 „	37 „

Aus diesen Zahlen kann man entnehmen, wie groß der Druck im Zellinnern sein muß; denn der osmotische Wert des Zellsaftes muß in der turgeszenten Zelle immer denjenigen der Umgebung übersteigen. Die Anpassung an die hohen Konzentrationen erfolgt nachweislich in manchen Fällen durch Bildung noch unbekannter (Heinsius 1901), osmotisch wirksamer Substanz im Zellinnern, in anderen Fällen dagegen durch Eindringen der Nährlösung; gerade für Bakterien (und Cyanophyceen) konnte eine außerordentliche Permeabilität des Plasmas erwiesen werden. — Neben der osmotischen Wirkung kann dann noch eine Giftwirkung der Nährstoffe in Betracht kommen, und diese liegt bei sehr verschiedener Konzentration; so pflegen 10 Proz. Alkohol die Schimmelpilze im allgemeinen zu schädigen, während 2—4 Proz. meist ernährend wirken; viel tiefer liegt das Maximum bei der Buttersäure, nämlich schon bei ca. 0,4 Proz. Auch hier verhalten sich begreiflicherweise verschiedene Organismen wieder verschieden und eine bestimmte Spezies vermag bei allmählicher Steigerung schließlich eine Konzentration zu ertragen, die bei plötzlicher Einwirkung unbedingt tödlich ist (vgl. Meissner 1902).

Zum Schluß erwähnen wir noch den Einfluß der Temperatur. Wie Thiele (1896) nachweisen konnte, liegen die Maxima der Temperatur für das Wachstum von Penicillium je nach dem angewandten Nährstoff verschieden hoch; auf Traubenzucker kommt seine Entwicklung bei 31°, auf Ameisensäure bei 35° und auf Glycerin erst bei 36° zum Stillstand. Daraus folgt, daß bei einer höheren Temperatur die Ameisensäure einen größeren Nährwert besitzt als die Glukose, während sie bei gewöhnlicher Temperatur ungefähr die schlechteste, die Glukose die beste C-quelle darstellt.

Auf alle die angedeuteten und noch manche andere Gesichtspunkte müßte eine erneute Untersuchung Rücksicht nehmen, wenn sie zu wahrhaft vergleichbaren Resultaten über den Nährwert verschiedener Kohlenstoffverbindungen kommen wollte. Immerhin geht

auch aus den bisherigen Studien schon zur Genüge hervor, daß eine große Anzahl von Verbindungen — es wurden bei weitem nicht alle mit positivem Erfolge geprüften genannt — den Schimmelpilzen als Nahrung dienen können, daß sie aber einen ungleichen Nährwert besitzen. Es liegt also nahe zu fragen, wovon der Nährwert einer Verbindung abhängt. Nun einmal von der betreffenden Verbindung selbst, dann aber vor allen Dingen auch von dem sich ernährenden Organismus. Der letztere Umstand springt besonders in die Augen, wenn wir die gewöhnlichen Schimmelpilze, die man wegen ihrer Fähigkeit, sich mit den verschiedenartigsten Stoffen zu ernähren, als Omnivoren bezeichnen kann, wenn wir diese Omnivoren mit den Spezialisten vergleichen, d. h. solchen Formen, die nach ihrer ganzen Lebensweise auf Ausnutzung bestimmter Stoffe angewiesen sind. So lebt Mycoderma aceti auf Alkohol und Essigsäure, und findet diese von anderen Pilzen gering geschätzten Stoffe besonders gut. Bacillus perlibratus gedeiht nach Bejerinck (1893) mit Essig- und Aepfelsäure recht gut, vermag aber Weinsäure gar nicht zu assimilieren, während letztere im allgemeinen als besserer Nährstoff gilt und z. B. von Bac. cyanogenus mit Vorliebe benutzt wird. Solche Beispiele ließen sich noch viele anführen, auch werden wir im Verlaufe der Darstellung noch manche „Spezialisten" kennen lernen.

Aber auch die weitgehendsten Omnivoren lassen zahlreiche organische Substanzen ungenützt liegen. Namentlich von Nägeli (1879) gehen die Versuche aus, die Struktur der Verbindungen für ihre Assimilierbarkeit oder nicht Nichtassimilierbarkeit verantwortlich zu machen. Es schien so, als ob der Kohlenstoff in der Bindung CH_2 oder CH auftreten müsse, um assimilierbar zu sein; in der Bindung CHOH sollte er schlecht, und als CO und CN sollte er gänzlich unbrauchbar sein (Nägeli 1879, 401). Es sind aber zahlreiche Ausnahmen von dieser Regel bekannt geworden (Reinke 1883, Diakonow 1887, Beijerinck 1901); so vermag z. B.

$$\text{Harnstoff } CO\!<\!\begin{matrix}NH_2\\NH_2\end{matrix} \text{ und Oxalsäure } \begin{matrix}C{-}OOH\\|\\C{-}OOH\end{matrix}$$

gewisse Organismen zu ernähren, und bei eifrigem Suchen wird man wohl auch noch die Assimilation des mit N in Verbindung getretenen Kohlenstoffs nachweisen können. Schon jetzt muß man den Schluß ziehen, daß die Konstitution der Verbindungen bei weitem nicht von so maßgebender Bedeutung ist, als Nägeli geglaubt hatte. Das geht auch schon daraus hervor, daß die Schimmelpilze ebensogut von Methanderivaten (Glukose) wie von Benzolderivaten (Chinasäure) ausgehend ihre sämtlichen organischen Stoffe herzustellen vermögen. Andrerseits sind auch wieder Beobachtungen gemacht worden, die dartun, daß die Pilze ein außerordentlich feines Unterscheidungsvermögen für Substanzen besitzen, denen gegenüber unsere gewöhnlichen Reagentien versagen, daß von zwei Körpern, die sich bei vollkommen gleicher Konstitution nur durch die räumliche Anordnung der Atome unterscheiden, der eine leicht, der andere schwerer oder auch gar nicht assimiliert wird. Das bekannte typische Beispiel für das Verhalten solcher „stereoisomerer" Körper wurde Pasteur (1858, 1860) entdeckt. Er kultivierte Penicillium in aktiver Traubensäure und konnte nachweisen, daß diese durch Organismus in Rechts- und Linksweinsäure gespalten wird, und

dann zunächst nur die Rechtsweinsäure verzehrt wird. Aehnliche Beispiele sind seither zahlreich bekannt geworden (Pfeffer 1895), und es hat sich gezeigt, daß viele, aber nicht alle Organismen bestimmte optisch aktive Stoffe bevorzugen. So existiert z. B. ein Bacterium, das sich gerade umgekehrt verhält wie Penicillium, das also die Linksweinsäure bevorzugt (Pfeffer 1895), während Bacillus subtilis kein Unterscheidungsvermögen für die beiden optischen Antipoden zu haben scheint. Entsprechendes ist bei der Fumarsäure beobachtet worden (Buchner 1892), die z. B. für Aspergillus und Penicillium einen guten Nährstoff abgibt, während die stereoisomere Maleinsäure fast giftig zu nennen ist; weiter seien noch die Milchsäure und viele Glukosen hier genannt, auf welch letztere wir noch bei anderer Gelegenheit zurückkommen.

So interessant diese Feststellungen auch sind, einen tieferen Einblick in die Ursachen der ungleichen Verwendungsfähigkeit nahe verwandter und der gleichen Verwendung sehr differenter Körper gewinnen wir damit doch nicht; ein Aufschluß in dieser Beziehung dürfte auch erst dann zu erwarten sein, wenn wir in die Art der Assimilation der Nährstoffe Einsicht bekommen haben. Indes sind die Erfahrungen mit stereoisomeren Körpern noch in anderer Hinsicht lehrreich. Sie zeigen nämlich, wie vortrefflich das Wahlvermögen der Pilze ausgebildet ist. Aber nicht nur zwischen Rechts- und Linksweinsäure, auch zwischen ganz anderen Stoffen weiß Aspergillus zu unterscheiden. So nimmt er z. B. aus einer Nährlösung, die neben viel Glukose auch etwas Glycerin enthält, zunächst nur den besseren Nährstoff, die Glukose auf. Man kann also sagen, daß durch die Gegenwart von Glukose das Glycerin vor dem Verbrauch geschützt wird. Der umgekehrte Fall trifft aber nicht zu; die kleinsten Spuren von Dextrose werden auch bei Gegenwart von viel Glycerin begierig aufgesogen. In ähnlicher Weise wird, wie Pfeffer (1895) zeigte, Glycerin durch Pepton, Milchsäure durch Dextrose geschützt.

Betrachten wir nun das Stickstoffbedürfnis der heterotrophen Organismen. Wir setzten bisher im allgemeinen in unseren Nährlösungen den Stickstoff in Form von salpetersaurem Ammoniak voraus und sahen, daß damit der N-bedarf gedeckt wurde, daß also zweifellos Eiweiß gebildet werden kann. Es frägt sich nun, ob dieses die einzige und die beste Form ist, in der man den Pilzen den Stickstoff bieten kann. Vor allen Dingen also erhebt sich die Frage, ob auch mit Nitrat ohne Ammoniak auszukommen ist und ob es gar Pilze gibt, die, wie im allgemeinen die Autotrophen, ein Nitrat einem Ammoniumsalz vorziehen. Tatsächlich haben mehrere Studien gezeigt, daß verschiedene Pilze und Bakterien in Beziehung auf N total verschiedene Ansprüche machen, so daß man sie darnach in mehrere Klassen bringen kann (vgl. Beijerinck 1890, Fischer 1903, S. 96).

1. Nitratorganismen: sie gedeihen mit Salpetersäure ebensogut oder besser als mit anderen Verbindungen. Hierher gehören von Schimmeln: Alternaria tenuis, Mucor racemosus, Aspergillus glaucus (Laurent 1889); von Bakterien: Faecesbakterien (Jensen 1898), Bac. pyocyaneus und fluorescens. Einzelne verarbeiten auch Nitrite z. B. Bac. perlibratus (Beijerinck 1893) und ein Schimmelpilz (Winogradski 1899).

2. Ammoniakorganismen: sie zeigen auch mit Nitraten Entwicklung, aber sie werden doch durch Ammoniak sehr gefördert. Hierher gehören z. B. Eurotiopsis, Aspergillus niger, Hefe und Bacillus subtilis.

3. Amidorganismen: Bacillus perlibratus, Bac. typhi, Rhizopus oryzae gedeihen mit Asparagin besser als mit NH_3. Andere Säureamide und Aminosäuren scheinen ähnlich zu wirken.

4. Peptonorganismen: Mit Asparagin oder Ammoniak tritt kaum ein Wachstum ein; auch Eiweiß kann das Pepton nicht ersetzen. Bac. Anthracis; Bac. proteus; Milchsäurebakterien (Beijerinck 1901).

5. Eiweißorganismen: Micrococcus Gonorrhoeae und Bacillus Diptheriae verlangen Eiweiß, kommen auf Pepton oder anderen N-substraten nicht aus; sie leben freilich auch in der Natur nur als Parasiten und gehören streng genommen nicht hierher. Erwähnt soll aber noch werden, daß es

6. auch Organismen gibt, die den freien N der Luft jedem anderen N-material vorziehen. Ueber sie wird an anderer Stelle berichtet werden.

Die angeführten Typen zeigen, daß es unter den Pilzen und Bakterien alle Uebergänge gibt zwischen Formen, die den Stickstoff gerade so assimilieren können wie die autotrophe grüne Pflanze, bis zu solchen, die auf vorgebildetes Eiweiß angewiesen sind. Man kann daher auch, wenn man will, die Nitrat- und Ammoniakorganismen als in Beziehung auf ihren N-bedarf autotroph, die anderen als heterotroph bezeichnen. Aber so wie wir bei Besprechung des C-bedarfes fanden, daß dieser vielfach von der gebotenen N-quelle abhängt, so hängt auch umgekehrt der N-bedarf von der C-quelle ab; in Versuchen von A. Fischer (1897 S. 53) konnten z. B. Bac. coli, subtilis und pyocyaneus bei Gegenwart von Glukose mit Nitrat auskommen; war aber Glycerin statt Glukose gegeben, so gedieh nur noch pyocyaneus, und die anderen brauchten bei Glycerin als C-quelle unbedingt Ammoniak zur Deckung des N-bedarfes. Wenn Eiweiß oder Pepton als N-nahrung geboten wird, so machen diese oft eine Zugabe einer besonderen C-quelle unnötig; das gilt sogar manchmal für Asparagin. Eine vergleichende Untersuchung des N-bedarfes verschiedener Pilze wäre entschieden wünschenswert, da die vorliegenden Angaben doch noch recht fragmentarisch sind. Uebrigens gibt es wohl auch in bezug auf den Stickstoff Omnivoren und Spezialisten.

Fragen wir schließlich nach der besten Kombination von C und N, so kann diese Frage natürlich nicht generell beantwortet werden; im allgemeinen pflegte man bisher eine Nährlösung, die Pepton und Glukose enthält, als die beste zu betrachten. Demgegenüber hat Czapek (1902) gezeigt, daß die Aminosäuren für Aspergillus bei Gegenwart von Glukose besser verarbeitet werden als Pepton. Es ist aber nach manchen Angaben in der Literatur gar nicht daran zu denken, daß damit ein allgemein gültiges Gesetz gewonnen sei. Beijerinck (1891) fand z. B. für Bac. cyaneofuscus Pepton allein (als C und N-quelle) ungleich besser wie Asparagin und Glukose, und Went (1901) konstatierte bei Monilia, daß, bei Glukose als C-quelle, Pepton allen anderen Stoffen überlegen ist; mit Asparagin wurde z. B. nur der dritte Teil der Gewichtsvermehrung erzielt, den Pepton gab, und Leucin war sogar schlechter als Kaliumnitrat! — Als eine besonders schlechte Kombination von C und N gelten die Ammoniumsalze der Essigsäure, Weinsäure etc.; doch gestatten sie manchen Pilzen ein langsames Wachstum.

Die Fähigkeit, mit dem verschiedenartigsten organischen Material auszukommen, in Verbindung mit dem außerordentlichen Anpassungsvermögen an hohe Konzentrationen bedingt die Ubiquität der Schimmel-

pilze und biologisch verwandter Pflanzen. In erster Linie sind es tote pflanzliche Gewebe oder Pflanzensäfte, die den Schimmelpilzen die Existenz ermöglichen, und so sehen wir denn auch abgefallene Blätter, Zweige und namentlich Früchte sich alsbald mit einer Pilzdecke überziehen, wenn nur genügende Feuchtigkeit geboten ist. Aber auch tote Tiere, sowie die tierischen Exkremente fallen den Schimmelpilzen *anheim*, sofern, (wie das in Pflanzenteilen gewöhnlich der Fall zu sein *pflegt*), eine saure Reaktion vorhanden ist; bei alkalischer Reaktion *dominieren* dagegen Bakterien. Unter dem Einfluß dieser Mikroorganismen beginnt eine (später noch genauer zu verfolgende) Zersetzung der Ueberreste höherer Organismen, die auch vielfach zur Bildung von Humus führt. Der Humus seinerseits ist wieder die Wohnstätte für eine ganze Anzahl von Pilzen, aber auch von Phanerogamen, die nach Art von Monotropa und Neottia durch Chlorophyllmangel ihre heterotrophe Ernährung kundgeben. Sehen wir von den Phanerogamen ab, deren komplizierteren Ernährungsverhältnisse uns noch später beschäftigen werden, so steht jedenfalls für die zahllosen Hutpilze fest, daß sie die nötigen organischen Substanzen im Humusboden vorfinden; aber was das im einzelnen für Stoffe sind, das wissen wir nicht. Die eigentlichen „Humussubstanzen", die in Alkalien löslich sind, sollen nach Reinitzer (1900) jedenfalls nicht als Kohlenstoffquelle fungieren, wenigstens für das Gros der Pilze nicht, wohl aber können sie deren Bedarf an N decken (vgl. Nikitinski 1902); die Möglichkeit, daß einzelne „Spezialisten" doch auch den Kohlenstoff der Humine assimilieren, ist durch Reinitzer, der mit Penicillium experimentierte, nicht ausgeschlossen worden.

Was nun im Humus, außer den Huminen, noch für andere organische Substanzen enthalten sind, darüber ist nicht viel bekannt, und wenn man aus ihm mit gewöhnlichen chemischen Lösungsmitteln keine brauchbaren Nährstoffe extrahieren kann, so beweist das nur wenig, denn viele Pilze sind imstande, durch ausgeschiedene Enzyme lösende Wirkungen außerhalb ihrer Zellen auszuüben. Das sind z. T. wieder dieselben Enzyme, die wir schon kennen, namentlich Diastase und zuckerspaltende Enzyme, ferner Cytase und Protease. (Zahlreiche andere Enzyme bei Monilia, vgl. Went 1901.) An diesen Pilzenzymen ist eine Reihe von interessanten Beobachtungen angestellt worden, von denen wir an dieser Stelle nur auf zwei eingehen. In höheren Pflanzen fanden wir Cytasen im wesentlichen nur dann, wenn es sich um die Lösung von Reservecellulose handelte; die Cellulose der gewöhnlichen Zellwände blieb bei ihnen, einmal gebildet, vollständig intakt; sie wird auch nicht vor dem Laubfall gelöst und resorbiert, es geht also der höheren Pflanze mit den abfallenden Blättern und Aesten eine Unmenge von organischer Substanz verloren. Bei vielen Pilzen aber, und zwar nicht nur denen, die als „Spezialisten" auf Holz leben, wie Merulius lacrimans, dem gefürchteten Hausschwamm, und anderen Holzzerstörern, sondern auch bei gewöhnlichen Schimmelpilzen hat man die Fähigkeit, Zellwände zu lösen, konstatiert. Vielfach geschieht das offenbar nur, um dem Pilz Eintritt in das Zellinnere zu verschaffen; die Lösung der Wand ist Nebensache, Hauptsache ist der Gewinn von Zellinhaltsstoffen, wie Stärke etc. In anderen Fällen aber lebt der Pilz offenbar hauptsächlich von der Cellulose und hat dann (Czapek 1899) sogar die Fähigkeit, verholzte Wände auszunutzen, indem er durch ein besonderes Enzym

zuvor eine Spaltung in Cellulose und den ätherartig mit dieser verbundenen Holzstoff (Hadromal, vgl. S. 86) bewirkt. Die Cellulose wird assimiliert, der Holzstoff bleibt übrig. In der Tätigkeit dieser Pilze haben wir einen Modus der Zerstörung der Cellulose in der Natur vor uns, auf einen anderen kommen wir in Vorlesung 17 zu sprechen. Ohne solche Zerstörungen müßte unsere Erde überall mit dicken Lagen von Cellulose bedeckt sein.

Eine andere Beobachtung betrifft die Ausscheidung der Diastase. Bei Keimpflanzen besteht bis zum heutigen Tag die Kontroverse, ob Diastase überhaupt aus der lebenden Zelle auszutreten vermöge, da man vielfach annimmt, sie könne nicht durch die Membran (vgl. S. 189, Vorl. 12). Für Pilze und Bakterien kann an der Ausscheidung von Diastase durch die Zellwand hindurch gar nicht gezweifelt werden. Nun haben Wortmann (1882), besonders aber Pfeffer (1896) und Katz (1898) gezeigt, daß die Produktion der Diastase nicht eine ein für allemal gegebene Eigenschafft bestimmter Pilze ist, sondern daß sie durch äußere Verhältnisse befördert bezw. gehemmt werden kann. Bei reichlicher Gegenwart verschiedener Zuckerarten, nicht aber aller gutnährenden C-quellen, wird keine Diastase gebildet; bei Penicillium z. B. genügt dazu schon eine 2-proz. Zuckerlösung. Aehnlich verhält sich auch Bacterium megatherium, während bei Aspergillus selbst 30 Proz. Zucker die Diastasebildung nur hemmt, nicht aufhebt. Es wird also vielfach — aber durchaus nicht immer (Went 1901) — die Bildung des Enzyms durch das Bedürfnis reguliert; wenn der bei Wirksamkeit des Enzyms entstehende oder vielleicht auch nur ein ihm ähnlicher Körper der Pflanze in Fülle geboten wird, dann hat sie eben das Enzym nicht nötig. Zweifellos wird auch in der höheren Pflanze die Bildung und Lösung, z. B. der Stärke, in gleicher Weise geregelt, und wir werden eine ähnliche zweckmäßige Regulation auch bei anderen Vorgängen in der Pflanze, nicht nur in Stoffwechselprozessen, noch zu konstatieren haben.

Ohne auf die anderen Enzyme einzugehen [1]), werden wir doch schon aus dem Mitgeteilten erkennen können, wie sehr der Besitz solcher extrazellulär lösend wirkender Stoffe den Schimmelpilzen etc. das Fortkommen in der freien Natur erleichert, wo nicht immer präparierte Nährlösungen zur Verfügung stehen. Dabei handelt es sich nicht nur um lösende, sondern auch um spaltende Enzyme. Disaccharide müssen, um Verwendung finden zu können, zuvor gespalten werden, und wenn ein Organismus, wie z. B. Bac. perlibratus (Beijerinck 1893) keine zuckerspaltenden Enzyme besitzt, so kann er nur auf Dextrose und Laevulose gedeihen, ist aber von Maltose, Rohrzucker, Milchzucker ausgeschlossen.

Die bis jetzt betrachteten heterotrophen Pflanzen sind also Saprophyten, sie leben in der Natur von toten Resten oder von ausgeschiedenen Stoffwechselprodukten der Tier- und Pflanzenwelt. In gewisser Beziehung ein Zwischenglied zwischen den später zu betrachtenden Parasiten und den behandelten Saprophyten bildet eine biologische Gruppe von Pflanzen, die man als „Carnivoren" bezeichnen kann.

---

[1]) Ueber diese liegt aus neuerer Zeit eine reiche Literatur vor, z. B.: Ferment und Buscaglioni 1899, Sanguinetti 1897, Malfitano 1900, Kohnstamm 1901 Brunstein 1901.

Diese viel untersuchten und noch mehr genannten carnivoren oder, wie man auch spezieller zu sagen pflegt, insektenfressenden Pflanzen erregen namentlich durch die Einrichtungen, mit denen sie sich in den Besitz der Nahrung setzen, und mit denen sie die Verdauung bewerkstelligen, das größte Interesse des Botanikers und des Laien. In rein ernährungsphysiologischer Hinsicht dagegen sind

Fig. 33. Blattkanne von Nepenthes; in ihrem Grund — aus welchem ein Stück herausgeschnitten gedacht ist — ist die von den Drüsen ausgeschiedene Flüssigkeit zu sehen, in der hineingefallene Tiere verdaut werden. Aus „Bonner Lehrbuch".

Fig. 34. Blatt von Dionaea muscipula. Nach Berührung der Borsten auf der Oberseite klappen die beiden Blatthälften plötzlich zusammen. Aus „Bonner Lehrbuch".

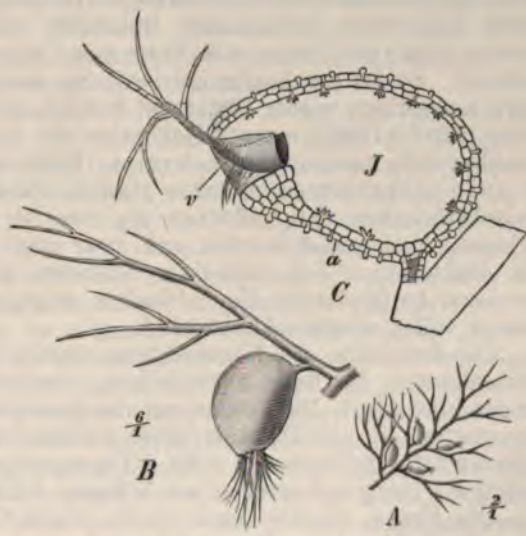


Fig. 35. Utricularia vulgaris. *A* Blattstück mit Blasen, *B* Blattfieder mit einer Blase, *C* Blase im Längsschnitt (28fache Vergr.), *v* Klappe, *a* Wandung, *J* Hohlraum. Aus „Bonner Lehrbuch".

sie so sehr stufenweise mit anderen Typen verbunden, daß sie mit demselben Recht unter die Saprophyten wie unter die Autotrophen eingereiht werden könnten. An eine eingehende morphologische Beschreibung dieser Pflanzen können wir hier nicht denken; wir verweisen auf die Fig. 33—35 und auf die speziellen Schilderungen, bes. die Göbels (1891 bis 1893) und erwähnen nur, daß zum Einfangen kleiner Tiere im wesentlichen drei Einrichtungen vorkommen, nämlich 1. Kannen oder

ähnliche als Fallgruben wirkende Hohlräume: Kannen von Nepenthes (Fig. 33), Sarraceniaceen und Cephalotus; Schläuche von Utricularia (Fig. 35), 2. Klappfallen, d. h. Organe, die durch aktive Bewegungen die Tiere einfangen (Dionaea (Fig. 34), Aldrovanda), 3. Klebdrüsen (Drosera (Fig. 156; Vorl. 38), Drosophyllum, Pinguicula). Auch Kombinationen dieser Einrichtungen kommen vor. — In gewissen einfachen Fällen, so z. B. in den Blasen von Utricularia, bleiben die Tiere längere Zeit am Leben, sterben anscheinend durch Hunger und fallen dann der Zersetzung durch Bakterien anheim. Man wird annehmen dürfen, daß anfangs ihre Exkremente, später ihre Zersetzungsprodukte als Stickstoffquellen von seiten der Pflanze ausgenützt werden, — eine eigentliche „Carnivorie" liegt hier also nicht vor. Auch bei Sarracenia und Cephalotus scheinen ähnliche Verhältnisse zu herrschen, und man könnte deshalb auch andere Pflanzen mit Wasserbehältern, so vor allen Dingen die schon früher genannten Bromeliaceen und die mit merkwürdigen Kannen versehene Dischidia Rafflesiana hier nennen; denn selbstverständlich finden sich in diesen Wasserbehältern immer auch Tiere, die absterben, und deren Endprodukte von den Pflanzen absorbiert werden können. — Die typischen Insektivoren zeichnen sich aber dadurch aus, daß sie proteolytische Enzyme, zumeist in Verbindung mit Säuren, sezernieren, wodurch sie in den Stand gesetzt werden, Eiweiß zu verdauen. Verschiedenheiten existieren wieder insofern, als bei einigen Arten die Protease und die Säure immer sezerniert wird, während der eine oder beide Stoffe bei anderen Arten erst nach Reizung, bes. chemischer Reizung durch Gegenwart verdaulicher Substanz, zur Ausscheidung gelangt. Sowohl über die Säure wie über das Enzym ist noch recht wenig bekannt. So ist die bestimmte Angabe, es handle sich um Ameisensäure, neuerdings wieder bestritten worden; so ist auch dem Befund von Vines (1897—1902), wonach Nepenthes ein tryptisches Enzym ausscheiden soll, neuerdings Clautriau (1900) entgegengetreten, der ein Pepsin nachgewiesen zu haben glaubt. Tatsache aber ist, daß kleine Fleischstückchen, Fibrinflocken etc. von Nepenthes und von Drosera in kurzer Zeit gelöst werden und zwar ganz sicher ohne Mitwirkung von Bakterien. Von manchen Sekreten der Insektivoren werden geradezu antiseptische Eigenschaften angegeben, so daß Mikroorganismen völlig ausgeschlossen sind.

Die Produkte der Eiweißlösung werden entweder von denselben Drüsenhaaren, die das Enzym liefern, oder auch von anderen Haarbildungen absorbiert. Die Verdauung und Resorption geht oft in kurzer Zeit von statten. So sah Darwin (1876) auf Droserablätter gelegte kleine Eiweißwürfel im Laufe von 1 bis 2 Tagen aufgelöst und die entstandene klebrige Flüssigkeit nach etwa 3 Tagen völlig resorbiert werden.

Die Frage, ob die Insektivoren einen Vorteil von der Insektennahrung haben, ist schon häufig diskutiert worden. Es steht fest, daß sie auch ohne Fleischkost existieren und gedeihen können. Andrerseits ist mehrfach eine fördernde Wirkung der Fütterung hervorgetreten, wenn diese in maßvoller Weise erfolgte. In den Versuchen von Büsgen (1888) z. B. übertraf der Zuwachs der gefütterten Utriculariasprosse den der ungefütterten um das Doppelte; für Drosera wies derselbe Autor (1883) sehr beträchtliche Erfolge der Fleischkost nach, die besonders dann hervortraten, wenn die Versuche mit der Keimung begonnen und bis zur Samenbildung fortgesetzt wurden: das Trocken-

gewicht der Gefütterten betrug das $1^1/_2$ bis 3-fache, die Zahl der Blütenstände das Dreifache, die der Kapseln das Fünffache der Ungefütterten. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Insektivoren in Beziehung auf die Erwerbung des Kohlenstoffes autotroph sind; sie haben ja alle reichlich Chlorophyll und gedeihen, wie bemerkt, auch ohne Fleischkost. Die fördernde Wirkung der letzteren kann also nicht wohl auf dem Gewinn organisch gebundenen Kohlenstoffs beruhen, vielmehr muß sie vom Stickstoff oder von anderen Nährsalzen herrühren. Es wäre möglich, daß die Fütterung mit Insekten nur deshalb förderlich ist, weil dadurch eine größere Menge von Stickstoffverbindungen und Aschenbestandteilen in die Pflanzen kommen, als sie aus dem Boden allein aufnehmen. Wahrscheinlicher aber ist es, daß die Qualität der durch die Blätter aufgenommenen Stoffe von Bedeutung ist. Es könnte sich also z. B. um organisch gebundenen Phosphor handeln oder um organischen Stickstoff. Im letzteren Falle, der gewöhnlich ohne näheren Beweis als der allein in Betracht kommende bezeichnet wird, muß man wohl in erster Linie an Peptone denken. Und es ist in der Tat recht wahrscheinlich, daß die Insektivoren „Peptonpflanzen" sind, d. h. daß sie mit N in Form von Pepton besser gedeihen als mit Nitrat oder Ammoniak. Es wäre wohl der Mühe wert, diese Vermutung einmal experimentell zu prüfen; einstweilen muß man sich auf Analogien stützen, und da ist es wichtig, daß es Peptonorganismen nicht nur unter den Pilzen gibt, die ohnedies auch bezüglich des Kohlenstoffs auf organische Verbindungen angewiesen sind, sondern auch unter den grünen „autotrophen" Pflanzen. Beijerinck (1890) und Artari (1899) haben den Nachweis erbracht, daß gewisse Flechtenalgen (vgl. Vorl. 19) Pepton jeder anderen N-verbindung vorziehen.

Die biologische Stellung der Insektivoren ist also zurzeit noch keine ganz sichere, doch ist ihre Einreihung unter die „Stickstoff-Heterotrophen" wahrscheinlich begründet. Wie schon bemerkt, haben wir nun noch andere „Heterotrophe", nämlich die Parasiten, zu besprechen. Sie sind durch mannigfache Uebergänge mit den Saprophyten verbunden. So gibt es Pilze (vgl. über diese namentlich de Bary 1884), die für gewöhnlich saprophytisch leben, die aber doch auch die Fähigkeit haben, in lebende Organismen einzudringen und aus ihnen ihre Nahrung zu nehmen. Als Beispiele solcher „fakultativer Parasiten" seien Penicillium glaucum und andere Schimmelpilze genannt, die in reifes Obst, zumal an Wundstellen, eindringen und dann dessen Fäulnis verursachen; ferner sei Sclerotinia Sclerotiorum angeführt, ein Pilz, der seinen ganzen Entwicklungsgang als Saprophyt durchmachen kann und tatsächlich in der Natur nicht selten durchmacht, der aber nach genügender Kräftigung auch als Parasit manche Pflanzen zu befallen vermag. Auch der entgegengesetzte Fall ist bekannt geworden, daß nämlich Pilze, die für gewöhnlich als Parasiten leben, saprophytisch ernährt werden können (fakultative Saprophyten z. B. Phytophthora omnivora, manche Bakterien), und mit dem Fortschreiten der Forschung wird es ganz gewiß gelingen, sehr viele, wenn nicht alle Parasiten auch außerhalb ihres gewöhnlichen „Wirtes" zu Wachstum und Vermehrung zu bringen. Die Wahrscheinlichkeit für solche Erfolge ist aber bei verschiedenen Stufen des Parasitismus verschieden groß.

Die unterste Stufe des Parasitismus nehmen solche Pilze ein, die

recht verschiedenartige Pflanzen zu befallen pflegen, so z. B. die schon genannte Phytophthora omnivora, die auf Fagus, Sempervivum, Oenothereen und anderen Pflanzen schmarotzt, und Sclerotinia Sclerotiorum, die anscheinend alle saftigen Pflanzenteile befallen kann. Was diese Parasiten vor den gewöhnlichen Saprophyten auszeichnet, ist vor allem ihre Fähigkeit, in die Wirtspflanze einzudringen, deren Zellen zu töten und der Nährstoffe zu berauben. Wenn solche omnivore Parasiten einzelne Pflanzenspezies meiden, so wird man den Grund dafür hauptsächlich in ihrer Unfähigkeit, in diese einzudringen, erblicken müssen und wird nicht etwa annehmen, sie fänden in solchen Pflanzen nicht die ihnen zusagenden Nährstoffe. Denn tatsächlich beweist schon der fakultative Saprophytismus, daß diese Formen keinen Anspruch an ganz bestimmte Nährstoffe machen. — Anders ist das mit Pilzen, die auf eine einzelne Familie, Gattung, Species beschränkt sind, die je exklusiver sie in der Wahl des Wirtes sind, je mehr sie auf eine einzelne Species als Wirt angewiesen sind, eine desto höhere Stufe des Parasitismus einnehmen. Als Beispiele seien genannt: einerseits Cordyceps militaris auf den verschiedensten Insekten; viele Uredineen und Ustilagineen auf den verschiedensten Vertretern einer Pflanzen-Familie; andrerseits Cystopus Portulacae nur auf Portulaca, Uromyces tuberculatus nur auf Euphorbia exigua, Laboulbenia Baeri nur auf der Stubenfliege etc. Gewiß wird die Beschränkung auf einen oder wenige Organismen, die als Wirt dienen, hin und wieder damit zusammenhängen, daß diese durch irgend welche Besonderheiten dem Parasiten das Eindringen erleichtern, im großen und ganzen aber wird man ein Bedürfnis nach ganz besonderen Nährstoffen bei diesen Pilzen voraussetzen dürfen, ohne daß wir etwas Näheres über die Beschaffenheit derselben aussagen oder auch nur vermuten können.

Die Zahl der Parasiten ist unter den Pilzen eine sehr große — die Pilze sind ja überhaupt, soweit sie nicht durch besondere, später zu besprechende Fähigkeiten ausgezeichnet sind, durchaus typisch heterotroph. Unter den Phanerogamen sind Heterotrophe und speziell Parasiten seltener, die letzteren aber zeigen untereinander so viele Verschiedenheiten, daß sie unser Interesse im erhöhten Maße in Anspruch nehmen. Da ist zunächst Lathraea und Orobanche, die durch das Fehlen des Chlorophylls an die Pilze errinnern, und bei manchen ausländischen Parasiten, so namentlich den Rafflesiaceen, tritt die Pilzähnlichkeit auch noch im Bau der Vegetationsorgane zutage. Eine Verwertung der Kohlensäure ist bei diesen Pflanzen natürlich ganz ausgeschlossen, sie sind in bezug auf Erwerbung von C, N und Aschenbestandteilen ganz auf die Wirtspflanze angewiesen, und sie haben auch im allgemeinen keine Organe, mit denen sie aus dem Boden Stoffe aufnehmen könnten. Wie sehr sie von den Wirtspflanzen abhängen, ergibt sich schon bei ihrer Keimung, die bei Lathraea und Orobanche nur dann eintritt, wenn der Same in unmittelbarer Nähe einer Wurzel der Wirtspflanze sich befindet; es müssen offenbar bestimmte, von der Wurzel ausgehende Stoffe sein, welche die Keimung hier auslösen (Vorl. 25). In dieselbe Gruppe von phanerogamen Parasiten gehört auch Cuscuta; sie ist ohne Wirtspflanze nicht lebensfähig, obwohl abgeschnittene Triebe ergrünen (Peirce 1894). Vermutlich ist das so entstehende Chlorophyll funktionstüchtig, doch dürften die Assimilate der Quantität noch ungenügend sein, um das

Leben der Pflanze zu erhalten. Wir müssen die Befähigung zur Chorophyllbildung als ein Zeichen dafür betrachten, daß Cuscuta von chlorophyllhaltigen Pflanzen abstammt; möglicherweise verliert sie die Fähigkeit, Chlorophyll zu bilden, mit der Zeit ganz, wie Lathraea. Nötig ist das freilich nicht, denn eine ganze Reihe von Phanerogamen hat bei dem Uebergang zur parasitären Lebensweise das Chlorophyll nicht eingebüßt, so manche Scrophularineen (Euphrasia, Rhinanthus, Bartsia, Tozzia), Santalaceen (Thesium) und Loranthaceen (Viscum, Loranthus). Von diesen Pflanzen sind namentlich die Rhinanthaceen genauer untersucht. Sie sind in ihrer Keimung — mit Ausnahme von Tozzia — nicht von dem Vorhandensein einer Wirtpflanze abhängig und können überhaupt auch ohne Wirt vielfach eine gewisse Entwicklung erfahren. Am weitesten fortgeschritten im Parasitismus und deshalb am unselbständigsten ist Tozzia; das andere Extrem bilden einzelne Spezies der Gattung Euphrasia (E. odontites, E. minima), die auch ohne Wirt zur Blüte und Fruchtbildung gelangen können, während z. B. Euphrasia Rostkowiana zwar ohne Wirt keimt, aber nur zu kümmerlicher Entwicklung kommt. In bezug auf den Wirt sind alle diese grünen Parasiten nicht besonders wählerisch; das geht u. a. auch daraus hervor, daß sie bei genügend dichter Aussaat, wie zuerst L. Koch (1888) gezeigt hat, ihre eigenen Artgenossen angreifen, und daß aus mehreren durch Haustorien verbundenen Exemplaren eines auf Kosten der übrigen sich weiter entwickelt.

Heinricher, dem wir eingehende Studien über die Rhinanthaceen verdanken (1897 u. s. f.), hat wahrscheinlich zu machen gesucht, daß diese Parasiten in normaler Weise mit ihrem Chlorophyll Kohlensäure zerlegen. In ganz einwandfreier Weise ist das freilich nicht bewiesen, und vor allen Dingen fehlt es an Untersuchungen, ob die so gebildeten Assimilate quantitativ ausreichen (vgl. oben Cuscuta). Möglich wäre es ja doch immerhin, daß die Chlorophyllfunktion zwar noch erhalten, aber doch so geschwächt wäre, daß sie nicht mehr genügt, und die Pflanzen auf den Bezug fertiger Kohlehydrate angewiesen wären. Andrerseits könnte man den Parasitismus dieser Pflanzen so deuten, daß sie nur auf den Bezug der stickstoffhaltigen Substanz — etwa in Form von Eiweiß oder Amidosubstanzen — oder der Aschenbestandteile aus dem Wirte angewiesen sind. Heinricher entscheidet sich, namentlich wegen des reichlichen Auftretens von Nitraten im Parasiten, für die letztere Möglichkeit und nimmt an, daß es sich bei den grünen Schmarotzern durchweg nur um den Gewinn des rohen Nährsaftes aus dem Wirte handle. Die Frage dürfte experimenteller Behandlung zugänglich sein, und von deren Ergebnis muß die Entscheidung abhängig gemacht werden.

Auch unsere Mistel ist ernährungsphysiologisch noch unvollständig bekannt. Der Umstand, daß die Verbindung zwischen Wirt und Gast auf den Anschluß der Wasserbahnen beschränkt ist, läßt vermuten, daß Viscum nur Wasser und anorganische Salze aus der Nährpflanze entnimmt. Und bei einer Pflanze, die in der Krone von Bäumen lebt, wäre ein solches Verhältnis leichter begreiflich, als bei den im Boden wurzelnden und teilweise sogar noch mit Wurzelhaaren versehenen Euphrasien. Viscum wäre aufzufassen als eine ursprünglich epiphytische Pflanze, die dem Mangel an Wasser und Nährsalz, gegen den viele Epiphyten kämpfen, durch Anschluß an das Gefäßsystem anderer Pflanzen abgeholfen hat. Sicher ist aber diese Auffassung

nicht und auch hier sind experimentelle Untersuchungen keineswegs ausgeschlossen.

Eingehende, namentlich morphologische und entwicklungsgeschichtliche Angaben über die interessanten phanerogamen Parasiten finden sich in den folgenden Abhandlungen:

I. Orobanche: Koch (1887); Lathraea: Heinricher (1895); Cuscuta: Koch (1880), Peirce (1894).

II. Rhinanthaceen: Koch (1889 u. 1891), Heinricher (1897, 1898, 1901); Loranthaceen: Pitra (1861).

Der Unterschied zwischen autotrophen und heterotrophen Organismen liegt, das muß zum Schluß noch einmal scharf hervorgehoben werden, lediglich in der Nahrungsaufnahme und dementsprechend kann man eigentlich überhaupt nur bei Einzelligen von autotrophen Organismen reden, weil hier die Gesamtpflanze autotroph ist; bei den höheren Pflanzen dagegen gibt es nur autotrophe Teile, vor allem die Blätter, denen z. B. in der Wurzel exquisit heterotrophe gegenüberstehen. Für die weitere Verwendung der organischen C- und N-substanzen ist es aber ganz gleichgültig, ob sie am Orte der Verwendung gebildet, oder ob sie in fertigem Zustand dahin geleitet worden sind. Der Stoffwechsel der Heterotrophen ist demnach prinzipiell von dem der Autotrophen nicht verschieden.

Wie in der grünen Pflanze, so werden auch beim Pilze die Nährstoffe zum Aufbau des Körpers, zur Ablagerung von Reserven und von nicht mehr verwertbaren Endprodukten verwendet; wir haben auch hier 1. Baustoffe, 2. Reservestoffe, 3. Wanderstoffe, 4. Exkrete zu unterscheiden. Im großen und ganzen ist die Pilzzelle aus ähnlichen Stoffen aufgebaut wie die der Phanerogamen, und wenn sie in Einzelheiten, wie z. B. in dem Vorkommen des Chitins in der Membran, von ihr abweicht, so haben wir keinen Grund, darauf näher einzugehen, da hier so wenig wie bei den höheren Pflanzen eine nähere Kenntnis der Entstehungsbedingungen der verschiedenen Zellbestandteile gewonnen ist. Auch bezüglich der Reservestoffe ist die prinzipielle Uebereinstimmung mit den Autotrophen in erster Linie hervorzuheben: neben stickstoffhaltigen finden wir auch stickstofffreie Reservestoffe bei den Pilzen, und unter diesen sind besonders die Fette verbreitet, dagegen fehlt, da die „Chromatophoren" fehlen, das sonst so weit verbreitete Stärkemehl den Pilzen vollständig. An seiner Stelle tritt sehr häufig an Orten, wo vorübergehend oder für längere Zeit eine Speicherung von Kohlehydraten erzielt werden soll, das Glykogen auf, das auch im Tierreich die Stärke ersetzt. In der Hefe wird das Glykogen (Laurent 1890, Meissner 1900) aus dem in der Nährlösung dargebotenen Zucker, jedoch anscheinend auch aus verschiedenen organischen Säuren, im Zellinnern in oft beträchtlicher Menge gebildet. Sehr auffallend ist seine Anhäufung in Organen, die in kurzer Zeit ein sehr lebhaftes Längenwachstum durchzumachen haben, wie z. B. der Stiel von Phallus (Clautriau 1895); bei diesem Wachstum verschwindet das Glykogen geradeso wie unter gleichen Umständen im Stengel einer Phanerogame die Stärke verschwindet, um hauptsächlich in Zellwand umgewandelt zu werden.

Das Glykogen steht seiner Zusammensetzung nach der Stärke offenbar sehr nahe, es ist aber in Wasser löslich. Sein großes Molekül verwehrt ihm die Diffusion durch das Plasma oder die Zellhaut, und macht es daher als Reservestoff sehr geeignet. Von Zelle zu Zelle

kann es also nicht wandern, es sei denn, daß es zuerst durch ein der Diastase nahestehendes Enzym in Zucker übergeführt ist. Auch als Nährstoff kann es von der Hefe nicht direkt verwertet werden, da dieses Enzym nicht aus der Zelle heraustritt.

Auf andere Stoffwechselprozesse in der Pilzzelle einzugehen, liegt kein Grund vor, da, wie gesagt, alle wichtigen Vorgänge vollkommen mit denen der autotrophen Pflanze übereinstimmen.

Literatur zu Vorlesung 15.

Artari. 1899. Bull. naturalistes de Moscou No. 1.
de Bary. 1884. Vgl. Morph. u. Biol. d. Pilze. Leipzig.
Beijerinck. 1890. Botan. Ztg. **48**, 766.
— 1891. Botan. Ztg. **49**, 705.
— 1893. Centralbl. Bakt. **14**, 834.
— 1901. Archives néerland. II, **6**, 212.
Brunstein. 1901. Bot. Centralbl., Beihefte **10**, 1.
Buchner. 1892. Ber. d. Chem. Ges. 1161 (zit. nach Pfeffer 1895).
Büsgen. 1883. Botan. Ztg. **41**, 569.
— 1888. Ber. d. bot. Ges. **6**, LV.
Clautriau. 1895. Acad. de Belgique, Cl. d. sc. (Kochs Jahresbericht **6**, 51).
— 1900. Mém. couronn. in 8° Acad. Belgique **59**.
Correns. 1889. Ber. d. bot. Ges. **7**, 265.
Czapek. 1899. Z. f. physiol. Chem. **27**, 141.
— 1902. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. **1**, 538; **2**, 557; **3**, 47.
Darwin, Ch. 1876. Insektenfressende Pflanzen (deutsch v. Carus). Stuttgart.
Diakonow. 1887. Ber. deutsch. bot. Ges. **5**, 380.
Duclaux. 1885. Compt. rend. Soc. biol.
— 1889. Annales Instit. Pasteur **3**, 97 u. 413.
Eschenhagen. 1889. Einfl. v. Lösungen versch. Konz. auf Schimmelpilze. Leipzig. Diss.
Fermi u. Buscaglioni. 1899. Centralbl. Bakt. II, **5**, 24.
Fischer, Alfr. 1897. Vorlesungen über Bakterien. Jena.
— 1903. id. 2. Aufl. Jena.
Goebel. 1891—93. Pflanzenbiol. Schilderungen. Marburg.
Heinsius v. Mayenburg. 1901. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 381.
Heinricher. 1895. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **7**, 315.
— 1897 u. f. Jahrb. wiss. Bot. **31**, 77; **32**, 389; **36**, 665; **37**, 264.
Jensen, Hj. 1898. Cbl. Bakt. II, **4**, 401.
Jost. 1895. Jahrb. wiss. Bot. **27**, 403.
Katz. 1898. Jahrb. wiss. Bot. **31**, 599.
Koch, L. 1880. Die Klee- u. Flachsseide. Heidelberg.
— 1887. Entwicklungsgesch. d. Orobanchen. Heidelberg.
— 1889. Jahrb. wiss. Bot. **20**, 1.
— 1891. Jahrb. wiss. Bot. **22**, 1.
Kohnstamm. 1901. Bot. Centralbl., Beihefte **10**, 90.
Laborde. 1897. Annales Instit. Pasteur **11**, 1.
Laurent. 1889. Annales Instit. Pasteur **3**, 368.
— 1890. Kochs Jahresb. über Gärungsorg. **1**, 54.
— 1898. Compt. rend. **127**, 786.
Malfitano. 1900. Annal. Instit. Pasteur **14**, 60 u. 240.
Meissner, Curt. 1902. Akkomodationsfähigkeit d. Schimmelpilze. Diss. Leipzig.
Meissner, R. 1900. Ctrbl. Bakt. II, **6**.
Nägeli. 1879. Ernährung d. nied. Pilze. Bot. Mitt. **3**, 395.
— 1882. Unters. über nied. Pilze. München u. Leipzig.
Nikitinski. 1902. Jahrb. wiss. Bot. **37**, 365.
Pasteur. 1858—60. Compt. rend. **46**, 617; **51**, 298.
— 1860. Annales chim. et phys. III, **58**, 323.
— 1862. Annales chim. et phys. III, **64**, 106.
Pfeffer. 1895. Jahrb. wiss. Bot. **28**, 205.
— 1896. Ber. sächs. Ges. Wiss. (math.-phys. Kl.) 513.
Peirce. 1894. Annals of Bot. **8**, 53.
Pitra. 1861. Bot. Ztg. **19**, 53.
Raulin. 1869. Annales sc. nat. V, **11**, 91.
Reinitzer. 1900. Bot. Ztg. **58**, 59.

Reinke. 1883. Unters. aus d. bot. Labor. Göttingen **3**, 13.
Sanguinetti. 1897. Annal. Instit. Pasteur **11**, 264.
Thiele. 1896. Temperaturgrenzen d. Schimmelpilze (vgl. Pfeffer, Phys. **1**, 373).
Vines. 1897/1902. Annals of Botany **11**, 563; **12**, 545; **15**, 563; **16**, 1.
Wehmer. 1895. Beitr. z. Kenntnis einh. Pilze, Jena, Heft II, S. 86 (Kochs Jahresbericht 1895).
Went. 1901. Jahrb. f. wiss. Bot. **36**, 611 (auch i. Cbl. Bakt. II, **8**, 544).
Winogradski. 1899. Centralbl. Bakt. II, **5**, 342.
Wortmann. 1882. Ztschr. f. physiol. Chemie **6**, 287.
Zumstein. 1899. Jahrb. wiss. Bot. **34**, 149.

Vorlesung 16.

Die Atmung.

Wir haben bis jetzt in ganz einseitiger Weise nur gewisse chemische Prozesse in der Pflanze verfolgt; wir haben die Assimilation ins Auge gefaßt, d. h. die Bildung komplizierter chemischer Verbindungen aus einfachen, insbesondere die Bildung von organischen aus anorganischen Substanzen, und wir haben die Umwandlung der Assimilate in Reservestoffe, Baustoffe etc. besprochen; — höchstens ganz gelegentlich (z. B. S. 151) mußte erwähnt werden, daß auch Prozesse in der Pflanze vorkommen, die auf die Entstehung einfacher aus komplizierten Verbindungen hinarbeiten. Es wird aber jetzt Zeit darauf hinzuweisen, daß überall und immer in der Pflanze eine „Dissimilation" stattfindet, die wenigstens teilweise das zerstört, was die Assimilation aufbaut. Untersucht man z. B. ein Laubblatt, das tagsüber assimiliert hat, das aber an der Ableitung seiner Assimilate verhindert wurde, so finden wir am Abend nicht die Menge von organisch gebundenem C vor, die man nach der Menge der zersetzten CO_2 erwarten sollte, und ebensowenig enthält die Gesamtpflanze am Ende des Sommers die Summe der Assimilate der einzelnen Tage. Nur die Differenz zwischen der bei der Assimilation gebildeten und der in der Dissimilation zerstörten organischen Substanz tritt uns als die Vermehrung der Trockensubstanz entgegen, die ja das Resultat normalen Pflanzenwachstumes ist. Es fällt aber auch nicht schwer, die Pflanze unter Bedingungen zu bringen, unter denen die Assimilation aufhört oder geschwächt wird (z. B. Dunkelkultur der autotrophen Pflanze; Entziehung der Nährlösung bei der heterotrophen) — da aber unter solchen Umständen die Dissimilation ruhig fortschreitet, so ist jetzt das Resultat des Wachstums eine Verminderung des Trockengewichtes.

In der Tat ist auch eine solche z. B. an Keimpflanzen, die im Dunkeln wachsen, ungemein leicht zu konstatieren. Der äußere Anblick so kultivierter Pflanzen läßt freilich davon nichts ahnen; denn sie wachsen Tag für Tag; Wurzel und Sproß nehmen an Volum zu. Die Zunahme erfolgt aber ausschließlich auf Kosten von Wasser, und das Trockengewicht, speziell die organische Substanz, nimmt von Tag zu Tag ab, wie aus der folgenden Boussingault (nach Detmer 1880 S. 247) entnommenen Zusammenstellung hervorgeht:

Objekt	Trockengewicht der Samen g	Trockengewicht der mehrere Wochen alten, im Dunkeln erwachsenen Keimlinge g	Verlust g
46 Weizenkörner	1,665	0,713	0,952
10 Erbsen	2,237	1,076	1,161

Viel bequemer als bei einer höheren Pflanze kann man bei einem Pilz das Verhältnis der Assimilation zur Dissimilation konstatieren; man hat nur nötig festzustellen, wieviel Nährstoff (z. B. Zucker) der Pilz aufgenommen, wieviel Trockensubstanz er daraus gebildet hat, und wieviel er hätte bilden können. Um den letzten Punkt vorweg zu nehmen, so hat man berechnet, daß ein Pilz aus 1 g Rohrzucker etwa 2 g Trockensubstanz gewinnen könnte; statt dessen findet man aber nur 0,4 g, 0,5 g oder noch weniger. Pfeffer (1895, 257) und Kunstmann (1895) haben das Verhältnis zwischen verbrauchtem Zucker und gebildeter Pilzmasse als „ökonomischen Koeffizienten" bezeichnet. Der theoretische Minimalwert dieses Koeffizienten wäre also $= \frac{1}{2}$, in Wirklichkeit ist er aber stets größer als 1 gefunden worden, nämlich (Kunstmann 1895) zu 1,13—3,88 oder gar zu 6,1 (Ono 1900). Es stellt indes der Wert dieses Koeffizienten durchaus keine Konstante dar, die Pflanze arbeitet nicht immer gleich ökonomisch. Der Koeffizient nimmt z. B. mit der fortschreitenden Entwicklung des Pilzes, aber ebenso auch mit steigender Temperatur zu. Von anderen äußeren Einflüssen sind vor allen Dingen die Gifte zu erwähnen, deren wachstumsfördernde Wirkung bei schwachen Dosen schon früher besprochen wurde; wie Ono zeigen konnte, drückt ein Zusatz von 0,003—0,03 Proz. Zinksulfat den ökonomischen Koeffizienten bei Aspergillus von 6, bezw. 4 in anderen Versuchen, auf ca. 2,8 herab. Der chemische Reiz solcher Substanzen bewirkt also eine ökonomischere Verwendung der Nährstoffe. — Das Defizit, das unter allen Umständen zutage tritt, ist bedingt durch die Dissimilation.

Es dürfte wohl keinen Organismus geben, bei dem nicht durch Dissimilation, durch Zerstörung organischer Substanz, fortwährende Gewichtsverluste stattfänden. Man kann diesen destruktiven Stoffwechsel, ganz einerlei welcher Art die entstehenden Produkte sind, als Atmung bezeichnen, man kann aber auch diesen Namen speziell für die Vorgänge reservieren, die unter gewöhnlichen Umständen an den meisten Pflanzen ausschließlich auftreten, und die in der Bildung von CO_2 und H_2O aus organischer Substanz bestehen. Das in die Augen fallende, leicht nachweisbare Produkt der Atmung ist die Kohlensäure, während die Bildung von Wasser weniger leicht zu erweisen ist. Kohlensäure und Wasser entstehen aus organischer Substanz, z. B. Stärke, Zucker etc., nicht nur im Organismus bei der Atmung, sondern auch außerhalb bei der Verbrennung. Schon daraus können wir schließen, daß es sich bei der Atmung um einen Verbrennungsprozeß handelt, und in der Tat haben auch alle Versuche ergeben, daß der Sauerstoff zur Unterhaltung der Atmung nötig ist. Die Atmung ist also eine Oxydation und steht deshalb in schroffem Gegensatz zur Kohlensäureassimilation, die wir als Reduktionserscheinung erkannt haben.

Es wird sich zunächst für uns darum handeln, die Methoden des Nachweises der Atmung kennen zu lernen, um mit ihnen die Ver-

breitung der Atmung studieren zu können. Als Zeichen der Atmung wird man im allgemeinen die Ausscheidung von Kohlensäure benutzen, deren qualitativer und quantitativer Nachweis keinen Schwierigkeiten begegnet. Wir bringen z. B. eine Handvoll keimender Samen in eine Kochflasche, die oben mit einem Gummistopfen verschlossen ist, und führen durch diesen Stopfen eine Glasröhre, die wir zunächst einige Stunden verschlossen halten; dann öffnen wir sie unter Kalkwasser und sehen aus der eintretenden Trübung der Flüssigkeit, daß nennenswerte Mengen von Kohlensäure in dem Gefäß vorhanden sind. Ebensogut kann man auch statt des Kalkwassers Kalilauge verwenden, die ein starkes Absorptionsvermögen für Kohlensäure besitzt und dementsprechend durch die geöffnete Glasröhre in das Innere der Kochflasche eindringt. Am einfachsten ist schließlich eine mehr indirekte Methode des Nachweises der Atmung, die darauf beruht, daß in dem Maße als Kohlensäure auftritt, Sauerstoff verschwindet. Bringt man also keimende Samen oder ebensogut auch junge Blätter, Knospen etc. auf den Boden eines hohen, durch eingeschliffenen Glasstöpsel verschlossenen Zylinders, und führt nach einigen Stunden nach vorsichtiger Entfernung des Stöpsels eine brennende Kerze ein, so zeigt deren sofortiges Erlöschen an, daß das abgeschlossene Luftvolum eines großen Teiles seines Sauerstoffes durch die betreffenden Pflanzenteile beraubt worden ist.

Natürlich kann man die Absorption der CO_2 durch Kalilauge und die Fällung von kohlensaurem Kalk bei Zusatz von Kalkwasser auch zur quantitativen Bestimmung der im Atmungsprozesse gebildeten Kohlensäure benutzen, doch empfiehlt es sich im allgemeinen zu dem Zweck vollkommen abgeschlossene Räume zu vermeiden, da unter dem Einfluß des bald auftretenden Sauerstoffmangels der Atmungsprozeß sich nicht mehr normal vollzieht. Man bringt also die Pflanze in ein Gefäß, durch welches ein kontinuierlicher Strom von Luft hindurchgeleitet wird. Diese wird vor ihrem Eintritt in den Versuchsraum von aller Kohlensäure befreit und belädt sich daselbst wieder mit neuer Kohlensäure, deren Menge beim Verlassen des Apparates leicht bestimmt werden kann. Auf die rein chemischen Details der Versuchsanstellung haben wir hier nicht einzugehen. Ebenso wie die gebildete Kohlensäure kann auch der verschwundene Sauerstoff als Maß der Atmung dienen.

Das erste Resultat vergleichender Messungen der Atmungsintensität ist nun, daß verschiedene Pflanzen, verschiedene Teile einer Spezies, ja sogar ein bestimmtes Organ einer einzelnen Pflanze in verschiedenen Stufen seiner Entwicklung weitgehende Differenzen aufweisen. Gewisse biologische Gruppen, die Fettpflanzen und die Schattenpflanzen, sind wegen ihrer geringen Atmungsgröße bekannt, dagegen atmen manche Pilze so lebhaft, daß sie selbst warmblütige Tiere an Atmungsintensität übertreffen. Blüten und jugendliche Organe, also keimende Samen, Knospen etc., pflegen intensiver zu atmen wie ausgewachsene Wurzeln, Stengel und Blätter. Dabei werden gleiche äußere Verhältnisse als gegeben vorausgesetzt. — Es wird gut sein, diese Sätze zunächst einmal durch einige Tabellen zu illustrieren.

Nach Vernon (1892, S. 375) absorbieren folgende Pflanzen pro Gramm Trockengewicht in einer Stunde bei 12—15° C die angegebenen Mengen von Sauerstoff (ccm).

Cereus macrogonus	3,00	Picea excelsa	44,10
Opuntia cylindrica	6,80	Lupinus albus	73,70
„ maxima	15,30	Tulipa europaea	89,60
Phyllocactus grandiflorus	28,70	Faba vulgaris	96,60
Sedum album	56,60	Mirabilis Jalapa	120,00
„ acre	72,45	Triticum sativum	291,00

Die in der ersten Reihe stehenden Fettpflanzen atmen also durchschnittlich sehr viel geringer als die anderen.

Als Beispiele für intensive Atmung seien zunächst Angaben von Garreau (1851) wiedergegeben, die sich auf keimende Samen beziehen.

Pflanze	Temperatur	Frischgewicht der Samen	Trockengewicht der Samen	CO_2 in 24 Std.	Also auf 1 g Trockengew. CO_2
Lactuca sativa	16° C	4,5 g	0,40 g	33 ccm	82,5 ccm
Valerianella olitoria	„	4,0 „	0,20 „	25 „	125 „
Papaver somniferum	„	5,8 „	0,45 „	55 „	122 „
Sinapis nigra	„	8,5 „	0,55 „	32 „	58 „
Lepidium sativum	„	2,5 „	0,25 „	12 „	48 „

Derselbe Autor fand für Knospen folgende Werte:

Pflanze	Temperatur	Frischgewicht der Samen	Trockengewicht der Samen	CO_2 in 24 Std.	Also auf 1 g Trockengew. CO_2
Syringa	15° C	9,0 g	2,0 g	70 ccm	35 ccm
Sambucus nigra	„	10,0 „	1,75 „	60 „	34 „
Ribes nigrum	„	7,0 „	1,25 „	60 „	48 „
Tilia europaea	„	4,0 „	0,70 „	46 „	66 „

Mit diesen Zahlen lassen sich die von Saussure (1804; vgl. Sachs 1865, S. 277) bei Blüten und Blütenteilen erzielten nicht direkt vergleichen, weil Saussure die absorbierten Sauerstoff-Volumina angibt und dabei das Volum des betreffenden Organs als Einheit wählt; sie sind aber von großem Interesse, weil gleichzeitig mit den Blüten auch die Laubblätter derselben Pflanzen im Dunkeln untersucht worden sind.

Pflanze	Sauerstoff in 24 Stunden von den Blüten verbraucht	Sauerstoff in 24 Stunden von den Geschlechtsorganen verbr.	Sauerstoff in 24 Stunden von den Laubblättern verbraucht
Cheiranthus cheiri	11,0	18,0	4,0
Polianthes tuberosa	9,0	—	3,0
Tropaeolum majus	8,5	16,3	8,3
Passiflora serratifolia	18,5	—	5,25
Cucurbita melopepo ♂	7,6	11—7 (Antheren)	—
„ „ „ ♀	3,5	4—7 (Narben)	—
Stechpalme	—	—	0,86
Viburnum tinus	—	—	2,23
Juglans regia	—	—	4,4
Populus alba	—	—	4—6

Den Schluß mögen einige Beispiele bilden, die die Veränderung der Atmungsgröße während der Entwicklung demonstrieren; das erste derselben ist gleichzeitig noch wegen der absoluten Atmungsgröße von Interesse.

Die Infloreszenz von Arum verbrauchte in successiven Stunden folgende Mengen von Sauerstoff (ccm) (Garreau 1851):

	Exemplar 1	Exemplar 2	Exemplar 3
1 Stunde	39	75	45
2 Stunde	57	95	70
3 „	75	125	95
4 „	100	85	140
5 „	50	55	85
6 „	20	25	35
Zusammen	341	466	470
In 18 weiteren Stunden	184	230	300

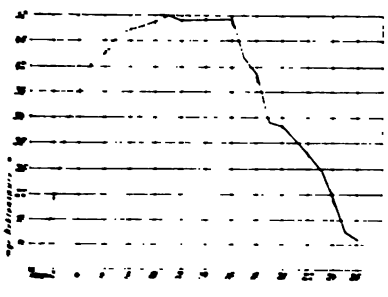


Fig. 36. Kurve der Kohlensäureabgaben pro Tag in mg von 40 Weizenpflänzchen bei 21° C. Nach Rischavi 1878.

Wollte man diese Ergebnisse graphisch darstellen, so würde man eine Kurve erhalten, die sehr ähnlich, wie viele andere physiologische Kurven ausfiele. Die Versuche Rischavis mit keimendem Weizen wollen wir in Form einer solchen Kurve darstellen: auf der Abscisse sind die Tage verzeichnet, die Ordinaten geben die pro Tag produzierte Menge von Kohlensäure in mg an (Fig. 36).

Ein ungefähres Bild von den Verschiedenheiten, die in bezug auf die Atmungsgröße herrschen, werden die angeführten Beispiele wohl geben, obwohl sie ja zu einem genaueren Vergleich nicht geeignet sind, weil bald verbrauchter Sauerstoff, bald gebildete Kohlensäure, nach dem Volum oder nach dem Gewicht, bestimmt wurden, und weil sie manchmal auf Frischgewicht, manchmal auf das Trockengewicht oder auch auf das Volum der atmenden Pflanzenteile berechnet wurden. Streng genommen ist keine dieser Berechnungsweisen die richtige, denn wir werden sehen, daß das lebendige Protoplasma die Ursache der Atmung ist; es würde uns eigentlich nur interessieren, zu erfahren, ob Differenzen in der auf die Protoplasmamenge bezogenen Atmungsgröße existieren oder nicht; über die Plasmamenge geben uns aber weder Volum noch Gewichtsbestimmungen irgendwelche Anhaltspunkte. Wir können nur sagen, daß sie in jugendlichen Organen relativ viel größer ist als in ausgewachsenen, und daß daher wenigstens z. T. die Differenzen zwischen den verschiedenen Entwicklungsstadien herrühren mag. Es ist aber auch sehr wahrscheinlich, daß eine bestimmte Protoplasmamenge, je nach dem Zustand, in dem sie sich befindet, mit verschiedener Intensität atmet. Es möge hier nur erwähnt sein, daß man von vielen Pflanzen zwei Zustände des Plasmas zu unterscheiden hat, einen tätigen und einen ruhenden. Im ersteren befindet sich das Plasma während der Vegetation, im zweiten während der Winterruhe. Auch bei gleichen äußeren Bedingungen unterscheidet sich das ruhende Plasma der Knollen, Zwiebeln, Samen etc. durch eine viel geringere Atmungsintensität von dem tätigen, solange nicht die äußeren Atmungsbedingungen gegeben sind, unter denen ersteres ebenfalls auf zu atmen beginnt.

Es ist also nicht immer ganz leicht, das Richtige zu treffen, denn die [illegible] sind oft sehr verschieden, und nicht selten [illegible] Schwierigkeiten, auch wenn

sie atmen, doch fortfahren Sauerstoff auszugeben, oder es kann, wenn Atmung und Assimilation sich gerade die Wage halten, jeder äußerlich nachweisbare Gaswechsel aufhören. Tatsächlich bemerkt man, daß mit Abnahme der Lichtintensität die Sauerstoffausgabe sich vermindert, weiterhin ganz aufhört und endlich in eine Kohlensäureausgabe umschlägt. Die einfachste Erklärung für dieses Verhalten bietet sich zweifellos bei der Voraussetzung, Atmung und Assimilation fänden gleichzeitig und unabhängig voneinander statt. Und wenn auch keine ernstlichen Bedenken existieren, in einer und derselben Zelle Reduktionen und Oxydationsvorgänge anzunehmen, so ist es doch außerordentlich schwer, diese Annahme exakt zu beweisen, denn es wäre ja möglich, daß die Atmung, die im Dunkeln am grünen Blatt leicht festzustellen ist, am Licht einfach erlischt. Die Erfahrungen, die man in der Beziehung an farblosen Geweben oder farblosen Organismen gemacht hat, haben strenge genommen hier keine Bedeutung. Vor längerer Zeit hat man schon versucht, die zwei antagonistischen Funktionen in anderer Weise zu trennen, und von manchen Seiten ist auch behauptet worden, es sei gelungen. Zuerst hat Cl. Bernard (1878) durch Chloroformdämpfe die Assimilation aufgehoben, und schon früher hatte Ad. Mayer (1879) darauf aufmerksam gemacht, daß man zum gleichen Zweck sich der Blausäure bedienen könne. Und in der Tat hat sich im allgemeinen gezeigt, daß die Atmungsfunktion des Protoplasmas weniger leicht durch solche Gifte gestört wird als die Assimilation. Es kann für sicher gelten, daß durch passende Verwendung von Aether die Chlorophyllfunktion für eine gewisse Zeit aufgehoben wird, während die Atmung andauert und das betreffende Objekt am Leben bleibt (Ewart 1896). Es wäre aber mehr als merkwürdig, wenn es gelänge, die Aetherisierung so einzurichten, daß zwar die Assimilation ganz aufgehoben wäre, die Atmung aber ganz unbeeinflußt bliebe. Bonnier und Mangin (1886) wollen das erreicht haben; in Anbetracht mancher anderer Angaben müssen aber ihre Resultate entschieden Bedenken erwecken und können höchstens durch einen ganz besonders glücklichen Zufall erhalten worden sein. Mehrfach hat man nämlich beobachtet, daß schwache Aetherisierung die Atmung steigert (Elfving 1886, Johannsen 1896, Morkowin 1899) starke sie, durch Tötung von Zellen, herabsetzt. Die Möglichkeit des Gleichbleibens der Atmung narkotisierter Blätter liegt also vor; es ist aber, wie gesagt, nur durch Zufall erreichbar, und Versuche mit derartigen Blättern können nicht die Bedeutung beanspruchen, die ihnen Bonnier und Mangin zuschreiben.

Eine Zeitlang glaubte man einen direkten Beweis für die Atmung beleuchteter grüner Zellen in anderer Weise führen zu können. Garreau (1851) zeigte nämlich, daß aus beleuchteten Zweigen stets (mit Barytwasser) nachweisbare Spuren von Kohlensäure austreten, und er dachte sich, daß es sich dabei um in der Atmung gebildete und den Chlorophyllkörnern entronnene CO_2-moleküle handle. Blackmann (1895) setzte aber auseinander, daß ein solches Ausströmen von Kohlensäure erstens sehr unwahrscheinlich sei und zweitens auch gar nicht zur Beobachtung komme, wenn man ausschließlich mit chlorophyllhaltigen Zellen experimentiere und chlorophyllfreie Stiele und Stengel vermeide, was Garreau offenbar nicht getan habe.

Wenn es also an direkten Beweisen für die Fortdauer der Atmung chlorophyllhaltiger Zellen am Licht fehlt, so gibt es doch indirekte. Man

beobachtet nämlich nicht selten in grünen Zellen während lebhafter Assimilation Fortdauer von Protoplasmabewegung und Wachstum, zwei Erscheinungen, die anderwärts durchaus an die Existenz einer Atmung gebunden sind. Im allgemeinen wird man also wahrscheinlich keinen Fehler begehen, wenn man annimmt, die Atmung sei am Licht ebenso groß wie im Dunkeln. Dementsprechend darf man die Assimilationstätigkeit eines Laubblattes nicht nur nach der direkt meßbaren, von außen zugeführten CO_2-menge beurteilen, sondern man muß auch noch die Kohlensäure zurechnen, die in der betreffenden Zeit durch Atmung gebildet worden ist, aber nicht zum Austritt aus der Pflanze kam, weil sie sofort der Assimilation zum Opfer fiel. (Vgl. Vorl. 10 S. 151.)

Wenn auch unter normalen Bedingungen der Atmungsgaswechsel bei weitem nicht so intensiv ist, wie der Assimilationsgaswechsel, so könnte er doch mit der Zeit dahin führen, daß ein Pflanzenteil Mangel an Sauerstoff litte oder schädliche Mengen von Kohlensäure enthielte. Kohlensäure ist zweifellos imstande, bei einer gewissen Anhäufung wichtige Funktionen der Pflanze zu stören, so daß sich die Wegschaffung des bei der Atmung entstandenen Gases als Notwendigkeit für die Pflanze ergibt. Sehr einfach gestaltet sich die Entfernung derselben im assimilierenden Laubblatt. Denn wenn in diesem etwa in der Nacht eine Anhäufung entstanden sein sollte, so wird diese sofort am Morgen mit dem Einsetzen der Assimilation verschwinden; auch sorgen die reichlich vorhandenen Interzellularen in Verbindung mit den Spaltöffnungen für gute Durchlüftung. Schwieriger erscheint der Gaswechsel in farblosen, unterirdischen Organen. Auch hier ist die einzelne Zelle für Abgabe und Aufnahme von Gasen im allgemeinen auf die Interzellularen angewiesen. Da diese aber ohne direkte Ausführgänge sind, so muß entweder die Gasbewegung weite Strecken zurücklegen, um an die oberirdischen Stomata zu gelangen, oder sie muß auf dem Wege der Diffusion durch die Kutikula sich vollziehen. Einer solchen Durchwanderung setzt nun zweifellos die Kutikula unterirdischer Organe einen viel geringeren Widerstand entgegen als die des Laubblattes; auf ihre Permeabilität für Wasser ist schon bei früherer Gelegenheit hingewiesen worden; daß sie auch für CO_2 gut durchdringbar ist, wurde ebenfalls schon erwähnt. Und was den Sauerstoff betrifft, so wird dieser schon wegen der ansehnlichen Partiärpressung leicht durch die Außenwand der Zelle hindurch gehen. Zweifel in dieser Hinsicht wären allenfalls für Wasserpflanzen berechtigt, weil bei ihnen der Sauerstoff der Umgebung eine geringere Spannung hat. Indes lehrt die Untersuchung der Gasräume aller Pflanzen, sowohl oberirdischer wie unterirdischer und submerser, daß es nie zu einer nennenswerten Kohlensäureanhäufung und ebensowenig zu einem Sauerstoffmangel kommt, so daß also die der Pflanze zur Verfügung stehenden Mittel zur Erzielung eines Gaswechsels tatsächlich völlig ausreichen. Ein Kohlensäuregehalt von 5 Proz., ein Sauerstoffgehalt von nur 8 Proz. dürfte in Interzellularen wohl nur selten erreicht werden, und daß es der einzelnen Zelle, auch im Innern nicht, an Sauerstoff fehlt, das beweisen die Beobachtungen von Pfeffer und von Celakowski. Pfeffer (1889) studierte ein im Zellsaft von Vaucheria lebendes Rädertier, das sich unter normalen Verhältnissen lebhaft bewegte, dagegen seine Bewegungen sofort sistierte, wenn O-zufuhr von außen her abgeschnitten wurde. Celakowski (1892) beobachtete

die Protoplasmabewegung von Tradescantiazellen, die von Myxomyceten-Plasmodien aufgenommen waren, und fand sie im Innern des Schleimpilzes unverändert; daraus folgt aber, daß sie ausreichend mit Sauerstoff versehen waren.

Nachdem wir nun die allgemeine Verbreitung der Atmung kennen gelernt haben, fragen wir nach dem Material, das zur Verbrennung gelangt und nach den Verbrennungsprodukten, die natürlich wesentlich von der Natur des verbrannten Materials abhängen. In vielen Fällen läßt sich zeigen, daß während der Atmung Kohlehydrate, Stärke oder Zucker verschwinden. Würden sie vollständig verbrannt, so müßte man als Endprodukt Kohlensäure und Wasser erwarten. Aus der Formel

$$C_6 H_{10} O_5 + 6 O_2 = 6 CO_2 + 5 H_2 O$$

folgt, daß für den aufgenommenen Sauerstoff ein gleiches Volum von Kohlensäure gebildet werden muß. In der Tat hat man in vielen Fällen den Respirationsquotienten $\frac{CO_2}{O_2} = 1$ gefunden. Die gleichzeitige Bildung von Wasser ist ebenfalls nachweisbar. Schon Saussure (1804, S. 17) hatte bemerkt, daß keimende Samen einen größeren Gewichtsverlust erleiden, als man nach der Menge der gebildeten Kohlensäure erwarten sollte, und er glaubte, daß es sich dabei um Wasser handle, „das ehemals an die Substanz des Samens gebunden war". Laskowsky (1874) wies dann in exakter Weise die Entstehung des Wassers nach und fand es auch ungefähr in der Menge, wie man es nach der obenstehenden Formel erwarten muß.

Es wäre aber ganz falsch, in der Tatsache, daß $\frac{CO_2}{O_2}$ bei höheren Pflanzen häufig $= 1$ ist, den Beweis dafür finden zu wollen, daß hier wirklich ausschließlich Kohlehydrate veratmet werden. Es könnte ja die gewonnene Größe einen Mittelwert darstellen, der aus mehreren Prozessen resultiert, deren jeder einzelne einen von 1 abweichenden, also teils einen zu großen, teils einen zu kleinen Wert gibt.

Die höheren Pflanzen eignen sich aber zu derartigen Versuchen wenig, weil man bei ihnen meistens nicht leicht feststellen kann, welche Stoffe veratmet werden. Ganz anders ist das bei Schimmelpilzen; hier hat man es ja in der Hand, dem Organismus mit der Nahrung bald dieses bald jenes Atmungsmaterial darzubieten. Wir verdanken namentlich Puriewitsch (1900) eingehende Versuche in dieser Hinsicht mit Aspergillus; die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht über seine Resultate:

Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bei Aspergillus

Nährstoff	1 %	1,5—2 %	3 %	5 %	10 %	15—17 %	20—25 %
Dextrose	0,9	0,9	—	1,06	1,18	0,73	—
Rohrzucker	0,87	—	—	0,96	1,02	—	0,83
Raffinose	0,91	—	0,66	—	—	—	—
Stärke	0,68	0,55	—	—	—	—	—
Glycerin	—	0,77	—	0,78	0,69	—	—
Mannit	0,66	—	—	0,49	0,65	—	—
Tannin	0,91	—	—	0,50	0,43	—	—
Weinsäure	—	1,59	1,52 (4 %)	1,78	1,6 (7 %)	—	—
Milchsäure	0,69	0,89	0,98	—	—	—	—

Läßt sich auch aus diesen Versuchen vorerst keine gesetzmäßige Abhängigkeit des Quotienten von der Quantität und von der Konstitution des Atmungsmateriales ableiten, so beanspruchen dieselben doch unser volles Interesse, denn sie zeigen, wie außerordentlich variabel hier der Quotient ist, der bei der Mehrzahl der untersuchten höheren Pflanzen — Ausnahmen werden wir noch kennen lernen — sich in der nächsten Nähe von 1 bewegt. Ganz besonders wichtig ist aber die gleichfalls von Puriewitsch konstatierte Tatsache, daß im einzelnen Versuch mit einem bestimmten Mycel (oben sind Mittelwerte angegeben) das nach einander in verschiedene Nährlösungen gebracht wurde, die Schwankungen in der CO_2-abgabe denen in der O_2-aufnahme durchaus nicht parallel gehen. Waren diese Schwankungen für die Sauerstoffaufnahme geringe (bis zu 35 Proz.), so bewegten sie sich für die Kohlensäureabgabe in viel weiteren Grenzen (28 bis 120 Proz.). Die beiden Prozesse, die ja bei der chemischen Verbrennung so unmittelbar aufeinanderfolgen, daß wir sie als gleichzeitige betrachten können, sind in der physiologischen Verbrennung offenbar weiter voneinander getrennt. Die physiologische Verbrennung ist also kein einfacher Prozeß, vielmehr liegen zwischen O-aufnahme und CO_2-abgabe mancherlei intermediäre Reaktionen, die je nach Umständen verschieden ausfallen. Im allgemeinen bleibt der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ hinter dem Wert 1 zurück, es verbleibt also in der Pflanze Sauerstoff, und das läßt uns darauf schließen, daß hier aus dem Atmungsmaterial nicht die Endprodukte der Verbrennung CO_2 und H_2O entstehen, sondern wenigstens *zum Teil* andere Substanzen; man wird vor allen Dingen an *organische Säuren* denken. Das Vorkommen solcher ist denn auch bei Pilzen lange bekannt.

Besonders häufig finden wir die Bildung von Oxalsäure, und eine umfangreiche Studie von Wehmer (1891) hat uns mit den näheren Verhältnissen dieses Vorganges bekannt gemacht. Unter den Schimmelpilzen ist Aspergillus niger als besonders starker Bildner von Oxalsäure bekannt, und mit ihm hat Wehmer hauptsächlich seine Versuche ausgeführt. Die wichtigsten Resultate derselben können wir in die folgende Tabelle zusammenfassen:

Nährstoff	Gewicht der Pilzdecke	Gewicht der gebildeten Oxalsäure (als Ca-salz gewogen)
1,5 g Weinsäure	0,155 g	0,0
1,5 „ Citronensäure	0,240 „	0,0
1,5 „ Weinsaures NH_4	0,030 „	0,767
1,5 „ „ K	0,032 „	0,550
1,5 „ Citronensaures NH_4	0,056 „	0,390
1,5 „ Dextrose	0,228 „	0,278

Es zeigt sich somit, daß die Säurebildung durchaus nicht notwendig mit dem Wachstum des Pilzes verbunden ist; sie tritt nur dann auf, wenn das Substrat *nicht sauer* reagiert, also bei Kultur auf Zucker[1]) (ebenso auf Eiweiß, Glycerin, Oel) und auf *Salzen* organischer Säuren; bei Verwendung der *freien* Säuren als Nährstoff wird keine Oxalsäure gebildet; ebenso verhindert ein Zusatz von freier Phosphor-

[1]) Später hat Wehmer (1897) und auch Emmerling (1903) andere Resultate mit Aspergillus niger erhalten. Anscheinend existieren mehrere physiologisch differente Rassen dieses Pilzes.

oder Salzsäure zur Nährlösung die Säurebildung. Es ist demnach die Entstehung der Oxalsäure bei Aspergillus nur biologisch zu begreifen. Der Pilz gedeiht gut in saurem Substrat und er säuert sich dieses selbst an, wenn er es nicht schon sauer vorfindet; damit schließt er zahlreiche Konkurrenten aus. Eine dauernde Säureproduktion würde indes schließlich auch Aspergillus selbst schädlich werden; tatsächlich hört er auch bei einem Gehalt von 0,3-proz. Oxalsäure im Substrat auf, weitere Säure zu bilden. Durch Neutralisation der gebildeten Säure aber kann man den Pilz zu immer vermehrter Oxalsäurebildung veranlassen. In einem Versuch wurden z. B. aus 1,5 g Zucker 1,253 g wasserfreie Oxalsäure produziert, während 2,25 g bei vollständiger Umsetzung des Zuckers hätten gebildet werden können; die 1,5 g Zucker fanden hier folgende Verwendung:

	0,8318 g	zu Oxalsäure oxydiert
	0,290 „	zum Aufbau des Pilzes verwendet
	1,1218 g	
Rest =	0,3782 „	zu Kohlensäure oxydiert.

In einem ähnlichen Versuch mit weinsaurem Ammonium wurde ebenfalls ungefähr die Hälfte der möglichen Menge von Oxalsäure gebildet, während die freie Weinsäure völlig zu Kohlensäure und Wasser verbrannt zu werden pflegt. Da nun aber bei einer so unvollkommenen Oxydation, wie sie bei Oxalsäurebildung stattfindet, offenbar das Atmungsmaterial bedeutend weniger ausgenutzt wird, als bei Bildung von Kohlensäure, so kann man fragen, ob sich diese mangelhafte Ausnutzung nicht im Wachstum des Pilzes geltend macht. Die Zunahme der Pilztrockensubstanz ist aber mit und ohne Oxalsäurebildung die gleiche; die für Ernährung und Atmung verloren gehende Oxalsäure hat eben keinen großen Wert (vgl. Vorl. 17). — Uebrigens kann auch die gebildete Oxalsäure vom Pilze selbst unter Umständen weiter veratmet werden.

In ähnlicher Weise wie Aspergillus (und Penicillium) Oxalsäure, bildet Citromyces (Wehmer 1894) Citronensäure und kann diese auch wieder selbst verzehren. Citromyces glaber säuert sein Substrat bis zu einem Gehalt von 4-proz. Citronensäure an; er widersteht selbst noch 20-proz. Citronensäure, während er gegen anorganische Säuren sehr empfindlich ist.

Neben dem Nachweis, daß die Säurebildung auf eine für den Pilz nützliche Ansäuerung des Substrates hinausläuft, ist in Wehmers Untersuchung noch von besonderer Wichtigkeit die Feststellung der Tatsache, daß diese Säurebildung nicht durch mangelnde Sauerstoffzufuhr bedingt ist, wie man früher mit Unrecht hier und in anderen Fällen annahm.

Tatsächlich findet bei fast allen Pflanzen Säurebildung statt,[1]) und wenn diese gelegentlich vielleicht auch auf dem Wege der Synthese erfolgt, so dürfte sie doch meistens mit der Atmung zusammenhängen. Im allgemeinen aber tritt die Bildung der organischen Säure bei der Atmung quantitativ hinter der Kohlensäureproduktion zurück, und nur bei manchen Sukkulenten hat man organische

[1]) Daß die Oxalsäure auch bei höheren Pflanzen, wo sie sehr verbreitet ist, unter ähnlichen Bedingungen entsteht wie bei den Pilzen, hat Benecke (1903, Botan. Ztg. 61, 79) klargelegt. Wenn es gelang, gewisse Pflanzen, wie den Mais, mit und ohne Oxalat zu züchten, so beweist das, daß auch hier die Oxalsäure kein notwendiges Stoffwechselprodukt ist.

Säuren in so großem Maßstabe entstehen sehen, daß die Bildung von Kohlensäure zunächst wenigstens ganz sistiert wird. Nachdem schon lange die nächtliche Säureanreicherung der Blätter dieser Pflanzen bekannt war, verdanken wir besonders den Untersuchungen von Ad. Mayer (1875—87), G. Kraus (1886), Warburg (1886) und Aubert (1892) eine eingehende Untersuchung dieser Verhältnisse. Im Dunkeln nehmen diese Pflanzen Sauerstoff auf, ohne Kohlensäure im gleichen Verhältnis auszugeben; die sie umgebende Atmosphäre nimmt also an Volumen ab. Es tritt bei den Cacteen Aepfelsäure, bei den Crassulaceen Isoäpfelsäure, bei den Mesembryanthemeen Oxalsäure auf, und die Säurebildung erfolgt in so reichlicher Menge, daß man sie meist schon durch den Geschmack der Blätter wahrnehmen kann. Im Extrem ist dann $\frac{CO_2}{O_2} = 0$, d. h. es wird gar keine Kohlensäure gebildet. Mit länger andauernder Verdunkelung, auch mit Zunahme der Temperatur, nimmt die Größe des Koeffizienten zu, ohne indes den Wert 1 zu erreichen. Eine dauernde Bildung solcher Säuren würde ja zu schweren Schädigungen führen, die die Pflanze vermeidet, indem sie nach Erreichung eines bestimmten Grenzwertes allmählich zu normaler Atmung mit Kohlensäurebildung übergeht. Schon diese Tatsache beweist, daß wir es hier mit einer besonderen Befähigung der Sukkulenten zu tun haben, und daß die Säurebildung nicht etwa auf ungenügender Sauerstoffzufuhr beruhen kann. Die Vermutung liegt nahe, die Sukkulenten könnten, wie die Pilze, gewisse Vorteile von der Säurebildung haben. Das ist in der Tat der Fall, doch ist der Nutzen der Säurebildung natürlich ein ganz anderer als bei den Schimmelpilzen. Die gebildeten Säuren zerfallen nämlich am Sonnenlicht, sowohl wenn sie in reinen Lösungen exponiert werden, als auch ganz besonders bei Gegenwart gewisser beschleunigender Stoffe, die katalytisch wirken. Es wird Kohlensäure gebildet, und diese kann nun sofort assimiliert werden. Während also bei den gewöhnlichen Pflanzen die Atmungsprodukte aus der Pflanze entweichen, werden sie bei den Sukkulenten in den Blättern zurückgehalten, und Kohlensäure entsteht erst in dem Moment, wo sie auch wieder verwertbar ist. Offenbar ist die Versorgung der fleischigen Blätter mit CO_2 aus der Luft mit Schwierigkeiten verknüpft. Die Gewinnung von CO_2 ist ja an weitgeöffnete Stomata und reichliche Interzellularen gebunden, und diese fördern wieder die Transpiration; die Sukkulenten leben aber unter Bedingungen, die ihnen keine große Transpiration gestatten und entbehren deshalb dieser Förderungsmittel eines lebhaften Gaswechsels. Nur kurz hinweisen wollen wir an dieser Stelle auf die Tatsache, daß diese Blätter auch in der Vorlesung über Kohlenstoffassimilation als eigenartig hätten aufgeführt werden müssen, denn man kann aus jetzt begreiflichen Gründen an ihnen auch bei der Assimilation einen Wert für $\frac{CO_2}{O_2}$ konstatieren, der weit von dem üblichen (S. 135) abweicht. Bei Beginn der Assimilation am Morgen scheiden sie sehr viel mehr O ab, als sie CO_2 aufnehmen, ja sie können sogar im CO_2-freien Raum mit der Sauerstoffabgabe so lange fortfahren, als ihnen aus dem eigenen Betrieb entstehende CO_2 zur Verfügung steht.

Es liegen also bei den Sukkulenten, wie bei den Schimmelpilzen

in der Säurebildung eigenartige Anpassungen vor, die vom rein chemisch-physiologischen Standpunkt aus nicht zu begreifen sind. Es hat die Säurebildung dieselbe allgemeine Bedeutung wie die vollkommene Verbrennung organischer Substanz anderwärts, aber sie hat noch eine Nebenbedeutung, die den Vorgang biologisch von der normalen Atmung weit trennt. Es mögen aber noch vielfach durch den abbauenden Stoffwechsel Produkte in der Pflanze entstehen, die nur ökologischen Zwecken dienen, und es kann sogar sehr wohl sein, daß gerade organische Säuren ganz allgemein in ähnlicher Weise regulatorisch, d. h. bis zu einem gewissen Grenzwert gebildet werden, etwa um die Turgeszenz der Zellen zu ermöglichen. Es ist ja die Bildung z. B. von Oxalsäure aus Glukose ein bequemes Mittel, um den osmotischen Druck einer Zelle auf die dreifache Höhe zu bringen.

Doch wir wollen jetzt den Faden unserer Darstellung wieder aufnehmen. Wir waren mit der Proportion $\frac{CO_2}{O_2}$ beschäftigt und haben gesehen, daß Abweichungen von ihrem typischen Wert = 1 durch ungewöhnliche Atmungsprodukte erzielt sein können; sie können aber auch durch abweichende Konstitution des Atmungsmaterials bedingt sein.

Vor kurzem erst haben wir konstatiert, daß in vielen Samen große Mengen von Fett magaziniert werden, also Stoffe, die sehr viel sauerstoffärmer sind, als die Kohlehydrate. Bei der Keimung der Samen werden diese Fette verbrannt, und es hat schon Saussure dabei eine Absorption von Sauerstoff wahrgenommen, die der ausgeschiedenen Kohlensäure an Menge nicht entspricht; der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ ist also kleiner als 1. — Bonnier und Mangin (1884) fanden z. B. bei Linum für $\frac{CO_2}{O_2}$ an succesiven Tagen die Werte: 0,30, 0,34, 0,39, 0,40, 0,63 0,64. Die starke Absorption von Sauerstoff, die sogar zu einer Zunahme der Trockensubstanz führen kann (Detmer 1880, 335), findet also ganz besonders in den ersten Tagen der Keimung statt; später, wenn die Fette allmählich zu Kohlehydraten geworden sind, nähert sich der Wert $\frac{CO_2}{O_2}$ allmählich 1; er beträgt z. B. an Pflänzchen von 3,5 cm Länge schon 0,81, erreicht also eine Größe, wie man sie auch sonst an Pflanzen, die aus dem Keimstadium heraus sind, beobachten kann (z. B. bei Pinus; Bonnier 1884, S. 240).

Umgekehrt wird bei der Bildung des fetten Oeles aus Kohlehydraten in reifenden Samen natürlich eine Zunahme des Atmungskoeffizienten zu erwarten sein; in der Tat fand ihn Gerber (1900) z. B. für Ricinus bis zu 4,71. Es wird also fast 5 mal mehr CO_2 gebildet als O_2 aufgenommen wird.

Auf die Konstatierung der Zuckerbildung auf dem Wege der Oxydation im destruktiven Stoffwechsel ist ein ganz besonderer Wert zu legen, weil diese Tatsache besser als jedes andere Beispiel zeigt, daß unsere physiologische Einteilung der Stoffe mit der chemischen Klassifizierung durchaus nicht übereinstimmen kann, da eben ein und derselbe Stoff, hier Zucker, als Assimilationsprodukt im aufbauenden und als Atmungsprodukt im abbauenden Stoffwechsel entstanden sein kann. Uebrigens findet man nicht immer bei der Keimung fetthaltiger

Samen, wie z. B. bei der Zwiebel, Zucker; so fehlt er bei Cannabis, wo er zwar auch gebildet, aber sehr rasch zu Stärke umgewandelt wird. Stärke und Zucker dienen dann fernerhin ebensowohl zur Unterhaltung der Atmung wie als Baustoffe zur Herstellung von Zellmembranen.

Kohlehydrate und Fette können sich also auch als Atmungsmaterial der Pflanze bis zu einem gewissen Grad vertreten. Entsprechendes ist für die Tiere bekannt geworden. Im Tierkörper genügen diese zwei Stoffe indes nicht zur Erhaltung des Lebens, vielmehr ist dieses an einen ständigen Zerfall, an fortdauernde Oxydation von Eiweiß gebunden; dementsprechend scheidet das Tier auch stickstoffhaltige Körper wie Hippursäure, Harnstoff und Harnsäure als Stoffwechselendprodukte aus. Es frägt sich daher, ob auch in der Pflanze Eiweiß veratmet wird oder veratmet werden *muß*. Daß Eiweiß bezw. Pepton als Atmungsmaterial dienen kann, das ist am leichtesten für Pilze nachzuweisen. Es genügt hier, einen Versuch Wehmers (1892) anzuführen, der sich auf Aspergillus bezieht. Dieser Pilz kann bekanntlich mit Pepton als N- und mit Zucker als C-quelle in ausgezeichneter Weise gedeihen, und es liegen keine Anzeichen dafür vor, daß dabei das Pepton auch als Atmungsmaterial Verwendung findet. Aber der Pilz vermag auch seinen gesamten C- *und* N-bedarf zu gewinnen, wenn ihm Pepton als *alleinige* organische Substanz zur Verfügung steht. Unter diesen Umständen muß natürlich die sonst vom Zucker geleistete Funktion vom Pepton übernommen werden, und dementsprechend zeigt sich dann auch, daß ein Teil des Peptonstickstoffes in Ammoniak übergeführt und ausgeschieden wird. Damit ist freilich nur ein geringer Einblick in den Vorgang der Atmung gewonnen, denn wir können ja den in hoher Reduktion vorliegenden Stickstoff des Ammoniaks nicht vergleichen mit dem bei der Veratmung von Kohlehydraten in hoher Oxydation auftretenden Kohlenstoff der Kohlensäure. Das Ammoniak ist ein *Nebenprodukt* der Peptonveratmung, das frei wird, wenn der Kohlenstoff des Peptons zu Kohlensäure verbrannt wird. Das Auftreten von Reduktionsprodukten bei der Atmung wird uns auch später noch interessieren; hier sei nur darauf aufmerksam gemacht, wie wunderbar vielseitig ein Schimmelpilz in seinem Stoffwechsel sein kann: Das Ammoniak, derselbe Stoff, der in Verbindung mit Zucker als Stickstoffquelle dient, wird als wertloses Exkret ausgeschieden, wenn Pepton als einzige organische Nahrung geboten ist.

Nicht so leicht ist die andere Frage zu beantworten, ob etwa Eiweiß *stets* veratmet werden *muß*. Des öfteren schon wurde ja auf die Zerspaltung des Eiweißes hingewiesen, die in Keimpflanzen besonders deutlich, aber auch anderwärts sicher konstatiert ist, und die zur Bildung von „Amidokörpern" führt. Wir haben diese Körper als Produkte der hydrolytischen Zerspaltung des Eiweißes betrachtet und angenommen, die Bildung dieser kristallisierbaren und leicht diffusiblen Substanzen sei nötig, weil das Eiweiß als solches nicht gut zu Wanderungen im Pflanzenkörper befähigt sei. Ebensowohl möglich ist es aber, daß die „Amidosubstanzen" auch im Atmungsstoffwechsel entstehen, also durch Oxydation aus dem Eiweiß hervorgehen. Diese Ansicht läßt sich freilich zurzeit weder beweisen noch widerlegen, doch wird man ihr eine gewisse innere Wahrscheinlichkeit, namentlich im Hinblick auf das Verhalten der Tiere, zuerkennen müssen. Daß es bei den Pflanzen nicht zu einer Exkretion der

Eiweißzerspaltungsprodukte kommt, ist nach dem früher Gesagten leicht verständlich. Die auftretenden Amidokörper sind eben unter geeigneten Bedingungen wieder verwendungsfähig, die Pflanze kann aus ihnen Eiweiß regenerieren. Dieser Umstand erschwert gerade eine exakte Lösung der Frage. Wenn aber wirklich die Amidosubstanzen Endprodukte des Atmungsstoffwechsels darstellen, so könnten wir sagen, daß die grüne Pflanze vom höheren Tier sich dadurch prinzipiell unterscheidet, daß sie die N-haltigen und die N-freien Stoffwechselendprodukte wieder als Nährstoffe zu verwenden versteht. Da die Tiere diese Fähigkeit entbehren, sind sie eben auf die Pflanzen angewiesen.

Wie alle Funktionen des Organismus, so hängt auch die Atmung in mannigfacher Weise von äußeren Faktoren ab, worauf gelegentlich schon hingewiesen wurde. Der Einfluß des Lichtes macht sich nach Kolkwitz (1899) in einer schwachen Steigerung der Atmung — wenigstens bei Pilzen — geltend, ohne daß man sagen könnte, ob das Licht etwa rein chemisch (durch Zersetzung gewisser organischer Säuren) wirkt, oder ob es tiefer greift und das Protoplasma beeinflußt. Da in anderen Fällen auch schon eine Schwächung der Atmung durch Beleuchtung beobachtet worden ist, so kann die Frage keineswegs für abgeschlossen gelten.[1]) Soviel ist freilich sicher, daß das Licht keinen wesentlichen Einfluß auf die Atmung nimmt; dagegen ist die Wärme von fundamentaler Bedeutung für sie. Während aber die Kurve der Abhängigkeit von der Temperatur bei weitaus den meisten physiologischen Prozessen ungefähr die gleiche Gestalt hat wie die der Assimilation (S. 151), also neben einem Minimum und Maximum ein ausgesprochenes Optimum aufweist, ist das letztere für die Atmung nicht ganz sicher konstatiert. Es vertritt namentlich Pfeffer (Phys.) die Ansicht, es nehme die Atmungsintensität mit der Temperatur zu, bis diese anfängt, nachteilig auf alle Lebensprozesse einzuwirken. Es soll also die Pflanze durch diejenige Temperatur, die eine Verminderung der Atmung herbeiführt, dauernd geschädigt werden. Wenn man aber die Angaben von Ziegenbein (1893) liest, so muß man die Existenz eines Temperaturoptimums für die Atmung doch für wahrscheinlich halten; er findet die Atmungsintensität (gemessen durch die ausgeschiedene Kohlensäure (in mg) pro 100 g Frischgewicht) in folgender Weise von der Temperatur abhängig.

	10°	20°	30°	35°	40°	45°	50°	55°	60°
Kartoffel (Knolle)	1,17	2,22	4,62	7,85	10,24	12,22	11,14	10,30	2,71
Vicia faba (Keimlinge)	—	—	55,2	78,72	65,1	57,8	20,8	—	—
Abies excelsa (Sprosse)	—	—	185,0	206,4	198,4	168,9	33,3	—	—

Wenn man auch alle Temperaturen oberhalb 45° gewiß für nachteilig halten und daher die bei 50° etc. beobachtete Abnahme der Atmung auf eine Schädigung der Pflanze durch zu hohe Temperatur zurückführen muß, so ist doch schwerlich anzunehmen, daß eine Temperatur von 40°, die bei den beiden letzten Objekten schon eine Verminderung der Atmung verursacht, ebenfalls in diesem Sinne wirke. Immerhin fehlt bei Ziegenbein der genaue Nachweis, daß das nicht der Fall war. Sollte sich aber die Existenz eines Atmungs-

[1]) Neuerdings konnte Maximow (1902) die Resultate von Kolkwitz nur teilweise bestätigen.

optimums auch fernerhin bestätigen, so müßte dies doch stets dem Maximum außerordentlich nahe liegen. Weitere Beweise für das Optimum findet man bei KUNSTMANN (1895) für Pilze und STOKLASA (1903) für Rüben. Was das Minimum betrifft, so ist mehrfach konstatiert, daß es nicht unerheblich unter Null liegt, bei Flechten (nach JUMELLE 1892) z. B. bei — 10° C. Die Steigerung der Atmung bei der maximalen Temperatur ist oft recht beträchtlich; sie beträgt z. B. in den Versuchen von CLAUSEN (1890) bei keimendem Weizen das 11fache, bei der Lupine das 16fache des Nullwertes. Daß mit der Atmung eine Wärmeproduktion verbunden ist, sei nur nebenbei hier erwähnt, denn diese Erscheinung wird uns an anderer Stelle eingehender beschäftigen (Vorl. 31).

Von stofflichen Einflüssen auf die Atmung nennen wir zuerst das Wasser, das indes keine spezifische Wirkung auf die Atmung hat, sondern nur insofern, als es mit zu den allgemeinen Lebensbedingungen gehört, von Bedeutung ist. In völlig trockenen Pflanzenteilen erlischt die Atmung, und dementsprechend verharren Samen, Moose, Flechten etc., die eine Austrocknung überhaupt ertragen können, während derselben ohne nachweislichen Stoffwechsel; kleine Mengen von Wasser lassen aber sofort die CO_2-bildung beginnen (KOLKWITZ 1901). Weiter sind dann natürlich die Stoffe von Bedeutung, die veratmet werden, und wenn sie in ungenügender Menge vorhanden sind, stockt die Atmung, so z. B. bei längerem Aufenthalt der Pflanzen im Dunkeln. Bei Pilzen (KOSINSKI 1901) wie Aspergillus, die keine Reserven aufzustapeln pflegen, macht sich die Entziehung der Nährlösung sofort in einer Depression der Atmung bemerkbar; so lange aber der Organismus am Leben bleibt, hört die Atmung nicht ganz auf, und wenn nach vorübergehendem Hungerzustand von neuem Nährstoffe der Pflanze zufließen, so nimmt sie wieder an Intensität zu. Bei normaler Ernährung ist aber die Atmungsgröße durchaus nicht proportional dem vorhandenen veratembaren Material, und diese Tatsache ist für die Theorie der Atmung von größter Bedeutung. —

Allgemein bemerkt man eine Steigerung der Atmung, wenn die Pflanze schädlichen Einflüssen ausgesetzt wird. In dieser Weise wirken z. B. kleine Dosen verschiedener Gifte, deren wachstumsfördernde Eigenschaften (S. 107) vielleicht mit dieser Atmungssteigerung in Verbindung gebracht werden können; die gleiche Folge haben Anaesthetica und Antipyretica (JACOBI 1899), worauf oben S. 235 schon aufmerksam gemacht werden mußte; ebenso wirkt auch Kohlensäure, wenn sie in größerer Menge sich anhäuft; denselben Effekt haben schließlich als Nachwirkung hohe Temperatur, hoher Luftdruck, Verletzungen (RICHARDS 1896; vgl. aber STOKLASA 1903).

Zum Schluß erwähnen wir noch den Einfluß des Sauerstoffs, desjenigen Gases, das unmittelbar an der Atmung beteiligt ist. Es ist bemerkenswert, daß die Atmung in weiten Grenzen vom Gehalt der Luft an Sauerstoff unabhängig ist; die Partiärpressung des Sauerstoffes kann gegenüber der normalen beträchtlich vermindert oder vermehrt werden, ohne daß die Atmung sofort beeinflußt wird. Dabei ist die Gegenwart oder Abwesenheit indifferenter Gase, wie des Stickstoffes, anscheinend ohne Bedeutung, die Atmung vollzieht sich also in reinem Sauerstoff nicht anders, als in gewöhnlicher Luft, die auf $^1/_5$ ihres Volums komprimiert ist; in beiden Fällen ist ja der Partiärdruck des Sauerstoffes der gleiche (1 Atm.). Erst wenn er auf 2—5 Atmosphären gesteigert wird,

macht sich zunächst eine vorübergehende Zunahme der Atmung bemerkbar, welcher jedoch bald ein auf das beginnende Absterben hinweisender Abfall folgt (Johannsen 1885). Der bei höherer Sauerstoffspannung stets eintretende Tod ist aber bestimmt nicht durch die Atmungssteigerung veranlaßt, denn man kann eine solche durch andere Mittel, z. B. höhere Temperatur, in viel stärkerem Maße herbeiführen, ohne daß eine Schädigung eintritt. Worin nun aber die tödliche Wirkung des vermehrten Sauerstoffzutritts begründet ist, wissen wir nicht; nur soviel ist bekannt, daß in der Beziehung die einzelnen Pflanzentypen sich sehr verschieden verhalten; denn von den Pflanzen, die uns jetzt allein beschäftigen, führen alle Uebergänge bis zu solchen Organismen, die schon durch Sauerstoffpressionen geschädigt werden, die weit unter den in der gewöhnlichen Luft vorhandenen liegen (vgl. Vorl. 17).

Auch von einer Verminderung der Sauerstoffspannung wird, wie gesagt, die Atmung zunächst nicht beeinflußt, und Stich (1896) konnte erst bei einem Sauerstoffgehalt der Luft von 2 Proz. oder noch weniger eine Abnahme der Kohlensäureausgabe konstatieren. Versuche in dieser Hinsicht sind indes nicht ganz einfach, weil schon lange bekannt ist, daß auch nach vollständiger Entziehung des Sauerstoffes eine Zeitlang eine Fortdauer der Kohlensäureausgabe erfolgt. Dieselbe steht bei einigen Pflanzen (Vicia faba, Ricinus) an Intensität der bei Sauerstoffzutritt beobachteten nicht nach, in der Mehrzahl der Fälle erreicht sie aber nur $^1/_3$—$^2/_3$ dieses Wertes und variiert auch bei der einzelnen Pflanze je nach ihrem Entwicklungszustand. Die bei dieser Atmung ohne Sauerstoff produzierte Kohlensäure stammt wohl aus demselben Material, das bei der normalen Atmung verbrannt wird, doch kann sie nicht einer Verbrennung ihren Ursprung verdanken, sondern sie muß durch Zerspaltung organischer Substanz entstehen, bei der neben den vollkommen oxydierten auch reduzierte Körper auftreten. Es wandern also bei dieser sog. „intramolekularen" Atmung Sauerstoffatome innerhalb des Moleküls des Atmungsmateriales. Wenn z. B. Glukose zerfällt, und aller in ihr vorhandener Sauerstoff zur Bildung von Kohlensäure verwendet würde, so bliebe ein aus C und H bestehender vollkommen reduzierter Körper neben CO_2 übrig; wenn nicht aller Sauerstoff in der Weise aufgebraucht wird, so muß sich doch immer ein im Verhältnis zur Glukose sauerstoffarmer Körper bilden, und als solchen müssen wir den Alkohol betrachten, der tatsächlich bei intramolekularer Atmung stets auftritt und oft in beträchtlicher Menge sich ansammelt (Lechartier und Bellamy 1874, Mazé 1900). So fand Brefeld (1876)[1]) in Blättern von Epheu und Corylus nach 17 Tagen $^1/_2$ Proz., in Weinbeeren nach mehreren Wochen $^1/_2$—2 Proz., in Kirschen nach 4 Wochen 1,8—2,5 Proz. und in Erbsenkeimlingen nach 3 Monaten gar 5 Proz. Alkohol.[2]) Neben dem Aethyl-Alkohol treten auch andere Stoffe bei der intramolekularen Atmung auf, namentlich höhere Alkohole, Säuren, aromatische Verbindungen, eventuell auch Wasserstoff. Ueber ihr Mengenverhältnis ist nichts bekannt. Unter solchen eigenartigen Zerspaltungen organischer Substanz bleiben die Pflanzenteile verschieden lang am Leben, die resistentesten monatelang, andere sind schon nach Tagen oder Stunden abgestorben; die Menge der

[1]) Vgl. aber Dude 1903, Flora 9 2, 205.

[2]) Werden Samen von Vicia faba zwei Tage lang unter Wasser gehalten, so kann man beim Zerreiben derselben den Alkohol durch den Geruch wahrnehmen.

produzierten CO_2 ist dementsprechend auch sehr verschieden und beträgt im Extrem oft das 7—10 fache Volumen der betreffenden Pflanzenteile.

Mehr als irgendwelche andere Tatsachen werfen die zuletzt besprochenen Erscheinungen Licht auf die Frage nach den Ursachen der Atmung. Wir haben die Atmung eine Verbrennung genannt, und das kann man auch nach dem Resultat, zu dem sie führt, recht wohl tun; man könnte aber durch eine solche Ausdrucksweise leicht zu ganz falschen Vorstellungen über die Ursachen der Atmung kommen. Bei gewöhnlichen Verbrennungen oxydiert sich ein oxydabler Körper, indem er den Sauerstoff der Luft aufnimmt. Diese Verbrennung kann entweder schon bei gewöhnlicher oder erst bei höherer Temperatur vor sich gehen. Die „physiologische" Verbrennung bei der Atmung erfolgt nun schon bei einer so niederen Temperatur, daß an eine direkte Vereinigung des Zuckers, der Stärke etc. mit dem Sauerstoff nicht zu denken ist. Auch kann der Sauerstoff nicht die Ursache der Oxydation sein, da sonst mit Veränderung seiner in der Zelle gegebenen Menge notwendigerweise eine Veränderung der Atmungsintensität wahrgenommen werden müßte; das ist aber nach dem oben Gesagten durchaus nicht der Fall. Ferner haben wir gesehen, daß die Atmung auch von der Menge der verbrennbaren Stoffe in weiten Grenzen unabhängig ist, und daraus dürfen wir schließen, daß auch in diesen nicht die „Ursache" der physiologischen Verbrennung liegen kann. Wollte man nun bei dieser Sachlage zu der Annahme einer Substanz im Protoplasma greifen, die stärker oxydierend wirkt als der gewöhnliche Sauerstoff, also z. B. die Existenz sog. aktivierten Sauerstoffes in der Zelle voraussetzen, so würden dem schwere Bedenken gegenüberstehen. Der aktivierte Sauerstoff müßte, einmal vorhanden, alle oxydierbaren Körper der Pflanze angreifen, während für die Atmung eben charakteristisch ist, daß ihr nur bestimmte Stoffe anheimfallen. Es wäre z. B. nicht einzusehen, warum die Zellwand der Wirkung des aktivierten Sauerstoffes Widerstand leistet, wenn Zucker und Stärke oxydiert werden. Dazu kommt noch, daß es Pfeffer (1889) gelang, direkte Beweise für das Fehlen stark oxydierender Stoffe in der Zelle zu erbringen. Er zeigte nämlich, daß man verdünnte Lösungen von Wasserstoffsuperoxyd in die Zellen vieler Pflanzen einführen kann, ohne diese zu schädigen, und daß dann sowohl natürlich in der Pflanze vorkommende Farbstoffe oder Chromogene wie auch künstlich eingeführte Stoffe einen Farbwechsel erleiden, der eben in der Natur nicht eintritt.

Wenn es noch weiterer Gründe bedürfte, um zu zeigen, daß die „physiologische Verbrennung" kein so einfacher chemischer Vorgang ist, wie die gewöhnliche Verbrennung, so könnte man auf die oben erwähnte Tatsache hinweisen, daß nicht selten bei der Atmung die Verbrennung nur eine partielle ist, nur zur Bildung von organischen Säuren, nicht zu den Endprodukten H_2O und CO_2 führt, obwohl es zweifellos nicht an der Menge von Sauerstoff fehlt, die zur völligen Verbrennung nötig wäre. — Ein gewisses Licht auf die Ursache der Atmung ist erst durch die Konstatierung der intramolekularen Atmung gefallen. Wenn man mit Pfeffer (1889) annimmt, daß die normale und die intramolekulare Atmung genetische Beziehungen zueinander haben, daß die intramolekulare aus der normalen Atmung bei Sauerstoffmangel entsteht — und diese Annahme ist

jedenfalls die nächstliegende, dann wird man bei beiden Prozessen als primäre Erscheinung den Zerfall organischer Substanz betrachten dürfen. Der Zerfall muß zur Bildung eines oxydablen Körpers führen, der bei Gegenwart von freiem Sauerstoff diesen aufnimmt, bei Abwesenheit desselben seinen Sauerstoffbedarf aus anderen Verbindungen deckt. Zur Bildung von Kohlensäure muß es also unter allen Umständen kommen, die Nebenprodukte aber müssen bei Mangel oder Gegenwart von O ganz verschieden ausfallen. Man darf nicht glauben, daß bei der normalen Atmung ganz dieselben Produkte auftreten, wie bei der intramolekularen, und daß diese, z. B. der Alkohol, dann nachträglich oxydiert würden; für bestimmte Fälle läßt sich aus dem Verhältnis von $\frac{CO_2}{O_2}$ ganz bestimmt entnehmen, daß eine derartige Annahme nicht richtig ist.

Welche Körper es sind, die der hypothetischen primären Spaltung unterliegen, ist nicht bekannt. Es können die Stoffe sein, die wir bei lebhafter Atmung in Menge verschwinden sehen, die Kohlehydrate; es können aber auch Proteinstoffe oder das Protoplasma sein. Die letztere Ansicht, die von Pflüger ausgesprochen und auf botanischem Gebiete besonders von Detmer (1883) lebhaft verteidigt wurde, ist nicht exakt zu beweisen, doch kann man ihr eine gewisse innere Wahrscheinlichkeit nicht absprechen. Der reichliche Verbrauch von Kohlehydraten fände auch bei dieser Theorie seine Erklärung; diese Stoffe müßten zur Regeneration des zerfallenden Eiweißes bezw. Protoplasmas dienen; sind sie in ungenügender Menge vorhanden, wie in verdunkelten Leguminosenkeimlingen, so geht die Regeneration des zerspaltenen Eiweißes nur bis zum Asparagin, fehlen sie ganz, so kommt es wie beim Schimmelpilz, der mit Pepton allein ernährt wird (S. 242), zu Stickstoffverlusten, indem Ammoniak gebildet wird. Es hat aber Pfeffer (1885, 656) einen schwerwiegenden Einwand gegen diese Auffassung erhoben, indem er darauf hinwies, daß die intramolekulare Atmung beim Mangel an Kohlehydraten sofort still steht (vgl. Diakonow 1886 in Vorl. 17).

Was schließlich die nächste Ursache der hypothetischen Zerspaltung anlangt, so liegt es heutzutage nahe, an ein Enzym zu denken, das solche Tätigkeit entfaltet. Vielleicht hat Hahn (1901) ein solches Enzym in Händen gehabt, als er im Preßsaft aus Arumkolben den Zucker ohne Sauerstoffzufuhr verschwinden sah; isoliert und in seinen Eigenschaften näher untersucht ist dieses Enzym aber nicht. Vielfach hat man dagegen in getöteten Pflanzenteilen und in Preßsäften sog. Oxydasen aufgefunden, d. h. Körper, die als Sauerstoffüberträger fungieren und dementsprechend Guajakharz bläuen. Daß sie mit der Atmung irgendwie im Zusammenhang stehen, ist nicht ausgeschlossen, doch müßte erst der Nachweis erbracht werden, daß sie schon in der lebenden Pflanze existieren, was für viele gewiß nicht der Fall ist. Erst wenn diese Substanzen genauer untersucht sind, wird man auch die Frage entscheiden können, ob sie als Enzyme zu betrachten sind, ob es also neben den hydrolytisch wirkenden auch oxydierende Enzyme gibt. Jedenfalls müßte die Wirkungsweise beider eine grundverschiedene sein. Von neuerer Literatur über Oxydasen nennen wir: Raciborski 1898 [Kritik seiner Ansichten bei Molisch 1901, Vines 1901], Hunger 1901, Behrens 1901.

Die Atmung ist, wie ausgeführt wurde, ein Prozeß von weitgehendster Verbreitung bei den Organismen, sie ist auch ein Vorgang, der absolut notwendig ist, denn mit ihrer Sistierung, also im allgemeinen schon mit Entziehung des Sauerstoffes, pflegen wichtige Funktionen des Organismus zu erlöschen: das Wachstum und die Erscheinungen der Bewegung, sowohl der Transport von Nährstoffen (vgl. Vorl. 14 S. 204) von Zelle zu Zelle, wie die Bewegung des Protoplasmas und die Bewegungen ganzer Organe. Man kann also den Sauerstoff auch als einen unentbehrlichen Nährstoff der Pflanze bezeichnen, und damit konstatieren wir zum ersten Male die Verwendung eines Elementes, während die bisher besprochenen Nährstoffe Verbindungen waren. Von einem vollen Verständnis der Bedeutung der Atmung für die Erhaltung der Lebenserscheinungen sind wir noch weit entfernt, doch können wir wenigstens einen ungefähren Begriff von derselben gewinnen, wenn wir die energetischen Verhältnisse beachten. Beim Verbrennen von Holz oder Kohle wird Energie frei, die imstande ist, Arbeit zu leisten, wie jede Dampfmaschine demonstriert. Es muß also die ursprünglich in dem Material vorhandene Energie eine Veränderung erfahren, sie muß aus der potentiellen in die kinetische Form übergeführt werden. Ebenso muß bei der physiologischen Verbrennung von Stärke oder Zucker in der Pflanzenzelle kinetische Energie gewonnen werden, die für die mannigfachen Leistungen des Organismus offenbar unentbehrlich ist. Auch beim Zerfall organischer Substanz bei der intramolekularen Atmung muß ohne Eingreifen des Sauerstoffes ebenfalls Energie frei werden, so gut wie bei der Explosion gewisser chemischer Verbindungen, die nur in einer Umlagerung von Atomen ohne Aufnahme eines anderen Stoffes besteht. Für die höhere Pflanze genügt indes die Energie, die der intramolekularen Atmung entspringt, nicht zur Fortführung aller Lebensäußerungen; wir werden aber in der nächsten Vorlesung Organismen kennen lernen, bei denen das der Fall ist. Eine annähernde Vorstellung von der bei der Atmung möglicherweise frei werdenden Energie liefert uns die Verbrennungswärme des Atmungsmaterials; wird dieses zu den Endprodukten der Verbrennung CO_2 und H_2O oxydiert, entstehen also Körper ohne Verbrennungswärme, so ist der ganze Energieinhalt bei der Atmung ausgenutzt worden; wenn aber organische Säuren oder gar Alkohol bei der Atmung entstehen, dann kommt für die Arbeitsleistung in der Pflanze nur die Differenz zwischen der Verbrennungswärme des Ausgangsmaterials und der Summe der Verbrennungswärmen der Endprodukte in Betracht. — In der Wärmebildung, die mit der Atmung der Pflanze verbunden zu sein pflegt (vgl. Vorl. 31) haben wir den deutlichen Beweis für die Veränderung der chemischen Energie des Atmungsmaterials, doch müssen wir gerade die zur Beobachtung gelangende Wärme wahrscheinlich als einen Verlust für die Pflanze betrachten. Wäre diese Wärmeproduktion das Endziel der Atmung, so müßte die Atmung durch von außen zugeführte Wärme ersetzbar sein, und man müßte durch Erwärmung der Pflanze die Atmung herabsetzen können, während doch gerade das Gegenteil der Fall ist: mit der Zunahme der Temperatur steigert sich die Atmung. Unter diesen Umständen ist es ziemlich unbegreiflich, daß nach Rodewald (1888) in bestimmten Fällen die gesamte Energie des Atmungsmateriales als Wärme auftritt. Man wird erwarten dürfen, daß das im allgemeinen nicht der Fall ist, daß vielmehr

neben Wärme bei der physiologischen Verbrennung andere Energieformen auftreten, von denen die Pflanze einen Nutzen hat.

Wir können diese Vorlesung nicht schließen ohne wenigstens mit ein paar Worten auf die Geschichte unseres Gegenstandes hingewiesen zu haben. Der Umstand, daß in grünen Pflanzenteilen bei Beleuchtung die Atmung durch die Assimilation verdeckt wird, machte die Feststellung des allgemeinen Vorkommens der Atmung außerordentlich schwierig. Doch hatte schon Saussure anscheinend eine ganz klare Vorstellung davon, daß die Atmung in den beleuchteten chlorophyllhaltigen Teilen fortdauert, und eine dem heutigen Standpunkt des Wissens entsprechende Formulierung hätte nicht erst durch Sachs (1865) erfolgen können, wenn Liebig nicht die Atmung der Pflanzen direkt geleugnet hätte. Das Verdienst von Sachs lag, nachdem namentlich schon Garreau (1851) die Atmung grüner Pflanzenteile wahrscheinlich gemacht hatte, wesentlich darin den jetzt üblichen Sprachgebrauch geschaffen zu haben; hatte man bisher von einer „täglichen und nächtlichen Atmung" gesprochen und damit unendlich viele Mißverständnisse verursacht, so führte Sachs die Namen „Assimilation", und „Atmung" ein.

Literatur zu Vorlesung 16.

Aubert. 1892. Revue gén. **4**, 203.
Behrens. 1901. Centralbl. Bakt. II, **7**, 1.
Bernard, Cl. 1878. Leçons sur l. phénom. de la vie Paris **1**, 278.
Blackmann. 1895. Transact. Philos. Soc. B **186**, 502.
Bonnier et Mangin. 1884. Annales sc. nat. VI, **19**, 217.
— — 1886. Annales sc. nat. VII, **3**, 5.
Brefeld. 1876. Landw. Jahrb. **5**, 327.
Celakowski. 1892. Flora **76**. 194.
Clausen. 1890. Landw. Jahrb. **19**, 893.
Detmer. 1880. Phys. d. Keimung. Jena.
— 1883. Lehrb. d. Pflanzenphysiologie. Breslau.
Elfving. 1886. Oefversigt Finsk. Vet. Soc. Förh. **28**.
Emmerling. 1903. Cbl. Bakt. II, **10**, 273.
Ewart. 1896. Journ. Lin. Soc. **31**, 408.
Garreau. 1851. Annales sc. nat. III, **15**, 1.
Gerber. 1900. Congr. internat. de bot. Paris. Compt. rend. S. 55.
Hahn. 1901. Ber. D. Chem. Ges. **34**, 3355.
Hunger. 1901. Ber. d. bot. Ges. **19**, 374.
Jacobi. 1899. Flora **86**, 289.
Johannsen. 1885. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen **1**, 686.
— 1896. Bot. Cbl. **68**, 337.
Jumelle. 1892. Revue gén. **4**, 269.
Kolkwitz. 1899. Jahrb. wiss. Bot. **33**, 128.
— 1901. Ber. D. bot. Ges. **19**, 285. Blätter f. Gerstenbau etc. 1901.
Kraus, G. 1886. Abh. Naturf. Ges. Halle. **16**.
Kosinski. 1901. Jahrb. wiss. Bot. **37**, 137.
Kunstmann. 1895. Verh. zwischen Pilzernte u. verbr. Nahrung. Diss. Leipzig.
Laskowsky. 1874. Versuchsstationen **17**, 219.
Lechartier et Bellamy. 1874. Compt. rend. **79**, 1006.
Liebig. 1862. Die Chemie in Anwendung auf Agrikultur u. Physiologie, 7. Aufl. Braunschweig. **1**, S. 29.
Maximow. 1902. Centralbl. Bakt. II, **9**, 193.
Mayer, Ad. 1879. Versuchsstat. **23**, 335.
— 1875—87. Versuchsstat. **18**, 410, **21**, 277, **30**, 217, **34**, 127.
Mazé. 1900. Annales Instit. Pasteur **14**, 350.
Molisch. 1901. Stud. über Milchsaft etc. Jena. S. 63.
Morkowin. 1899. Revue gén. **11**, 289.
Ono. 1900. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **13**, 1, 141.

Pfeffer. 1885. Unters. aus d. bot. Instit. Tübingen **1**, 636.
— 1889. Abh. math.-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. **15**, 449.
— 1895. Jahrb. wiss. Bot. **28**, 257.
Pflüger. 1875. Archiv f. Physiol. **10**, 251.
Puriewitsch. 1900. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 573.
Raciborski. 1898. Ber. D. bot. Ges. **16**, 52 u. 119. Flora **85**, 362.
Richards. 1896. Annals of botany **10**, 531.
Rischavi. 1876. Versuchsstationen **19**, 321.
Rodewald. 1888. Jahrb. wiss. Bot. **19**, 281.
Sachs. 1865. Experimentalphysiologie. Leipzig.
Saussure. 1804. Chem. Unters. über die Vegetation, deutsch v. Wieler. Ostw. Klassiker **15** u. **16**. Leipzig 1890.
Stich. 1891. Flora **74**, 1.
Stoklasa. 1903. Beitr. z. chem. Phys. u. Path. **3**, 473.
Vines. 1901. Annals of Bot. **15**, 181.
Warburg. 1886. Unters. Bot. Inst. Tübingen **2**, 53.
Wehmer. 1891. Bot. Ztg. **49**. Autoref. Bot. Cbl. 1894, **57**, 104.
— 1892. Bot. Cbl. **51**, 337 (Ref.).
— 1894. Beitr. z. Kenntn. einh. Pilze **1**.
— 1897. Cbl. Bakt. II, **3**, 102.
Ziegenbein. 1893. Jahrb. wiss. Botan. **25**, 563.

Vorlesung 17.

Die Gärung.

Wir haben den zum Unterhalt des Lebens notwendigen destruktiven Stoffwechsel, sofern er in einer vollkommenen Verbrennung organischer Substanz unter Produktion von Kohlensäure und Wasser besteht, als Atmung bezeichnet. Die heutige Vorlesung soll nun der Gärung gewidmet sein, unter der wir ebenfalls einen Betriebsstoffwechsel verstehen, bei dem aber entweder eine unvollständige Oxydation, oder überhaupt keine Oxydation, sondern eine andersartige Spaltung stattfindet. Atmung und Gärung gemeinsam ist das Auftreten von Endprodukten, die zusammen eine geringere Verbrennungswärme, also einen geringeren Energieinhalt besitzen, als ihn das Ausgangsmaterial hatte; demnach muß bei der Entstehung dieser Endprodukte Energie frei werden, und diese ist es, die dem Organismus in irgend einer nicht näher bekannten Weise zugute kommt, die ihm den Lebensbetrieb ermöglicht. Daß Atmung und Gärung nicht etwa zwei prinzipiell verschiedene Vorgänge sind, geht schon aus der letzten Vorlesung hervor; denn wenn wir dort z. B. bei Pilzen als Produkte unvollkommener Verbrennung eine Anzahl von organischen Säuren, wie Oxalsäure, Aepfelsäure etc. auftreten sahen, so könnten wir diesen Vorgang sehr wohl als Gärung bezeichnen und speziell nach den auftretenden Hauptprodukten[1]) von Oxalsäuregärung, Aepfel-

[1]) Die Bezeichnungsweise der Gärungen ist noch nicht konsequent durchgeführt, denn sie geschieht manchmal nach dem auftretenden Hauptprodukt (genauer gesagt nach dem auffallendsten Produkt — denn bei der Alkoholgärung ist Kohlensäure ebensogut wie Alkohol „Hauptprodukt“ —), manchmal auch nach dem Material, das vergoren wird. So versteht man z. B. unter Buttersäuregärung einen Prozeß, bei

säuregärung etc. reden. Aber auch ein Beispiel für einen anderen Typus von Gärung, die ohne das Eingreifen des Sauerstoffes sich vollzieht, ist uns durch die bei der intramolekularen Atmung auftretende Alkoholbildung bekannt. Wir haben auch schon konstatiert, daß diese Alkoholgärung einen wenigstens partiellen Ersatz für die Atmung bietet; solange die intramolekulare Atmung andauert, können die bisher betrachteten Pflanzen zwar nicht ihre ganze Lebenstätigkeit entfalten — vor allen Dingen das Wachstum steht still —, aber immerhin bleiben sie doch am Leben und nehmen nach Ueberführung in normale Bedingungen, nach Sauerstoffzutritt, wieder ihre gewöhnliche Tätigkeit auf. Bringt man aber dieselben Organismen — besonders leicht läßt sich das mit Schimmelpilzen ausführen — in sauerstofffreie Atmosphäre, ohne ihnen gleichzeitig die Bedingungen der Alkoholbildung zu gewähren, bietet man ihnen also anstatt des Zuckers eine andere, sonst gut ernährende C-quelle z. B. Chinasäure, Milchzucker (Diakonow 1886), so sterben sie rasch ab. Auch die fetthaltigen Samen können nicht so gut intramolekular atmen, wie die stärkehaltigen (Mazé 1900, Godlewski 1901), weil offenbar die Umwandlung des Fettes in Kohlehydrate ohne Sauerstoff nicht möglich ist. Es liegt kein Grund vor, die Alkoholbildung bei intramolekularer Atmung von der sog. alkoholischen Gärung zu trennen, zumal da Godlewski zeigen konnte, daß Alkohol und Kohlensäure in denselben Proportionen auftreten wie bei der Gärung, und daß sie auch in Phanerogamenkeimlingen aus von außen zugeführtem Zucker sich bilden können. Dennoch denkt man, wenn man von Alkoholgärung spricht, immer zunächst an ganz bestimmte Organismen, nämlich an Hefepilze, weil die Gewinnung des Alkohols in der Praxis der Wein-, Bier- und Branntweinbereitung fast durchweg mit Hefe erzielt wird.

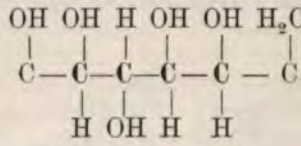
Fig. 37. Sproßpilze. *a* Saccharomyces cerevisiae I. *b* Sacaharomyces Pasteurianus III. *c* Saccharomyces ellipsoideus I. *d* Saccharomyces ellipsoideus II. Aus Fischer, Vorles. über Bakterien, 2. Aufl.

Die Hefen gehören hauptsächlich der arten- und rassenreichen Gattung Saccharomyces (Fig. 37) an, sind also durch Sprossung wachsende, einfachste Ascomyceten. Unter bestimmten Kulturbedingungen verraten sie von ihrem Vermögen, Alkohol zu bilden, gar nichts und verhalten sich ganz wie andere Pilze, sie veratmen also die organische Substanz zu Kohlensäure und Wasser. So auf einer Nährlösung, in der Pepton gleichzeitig als C- und N-quelle dient, oder auf Lösungen, die, neben einer passenden N-quelle, zur Deckung des

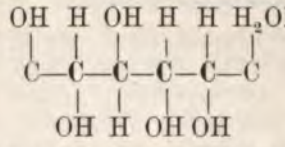
dem Buttersäure als auffallendstes Produkt entsteht, unter Cellulosegärung dagegen eine Vergärung, also eine Zerstörung von Cellulose.

C-bedarfes Chinasäure oder Milchzucker enthalten. Wie zu erwarten, stirbt denn auch die Hefe unter diesen Umständen sofort ab, wenn ihr der Sauerstoff entzogen wird. Ersetzen wir aber den Milchzucker durch Rohrzucker, so tritt nun unter allen Umständen, d. h. mit oder ohne Sauerstoff, Alkoholbildung ein. Es hängt also das Eintreten der Gärung offenbar in erster Linie vom Vorhandensein eines geeigneten Gärstoffes ab, und wir wollen deshalb auch zunächst untersuchen, welche Stoffe gärfähig sind, welche nicht. Die Hefen können nur aus Kohlehydraten Alkohol bilden, und es kommt ihnen dabei ein außerordentlich feines Unterscheidungsvermögen zwischen nahe verwandten Substanzen zu, wie wir das auch anderwärts gefunden haben. Die diesbezüglichen Nachweise für die Hefen verdanken wir hauptsächlich E. Ch. Hansen (1888) und E. Fischer (1898), durch deren Untersuchungen zugleich festgestellt worden ist, daß die Ansprüche der einzelnen Spezies und Rassen ungleiche sind.

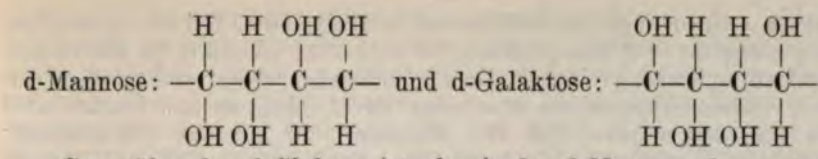
Vergärbare Kohlehydrate sind durch den Besitz von 3 Kohlenstoffatomen oder einem Multiplum davon ausgezeichnet, und zwar sind Triosen, Hexosen, Nonosen direkt vergärbar, während die komplizierteren Di-, Tri-, und Polysaccharide erst der hydrolytischen Spaltung, also der Ueberführung in Hexosen, bedürfen, ehe sie vergoren werden können. In der Natur kommen nur die Hexosen und die höheren Zucker, die in Hexosen gespalten werden können, als Substrat der Gärung in Betracht. Unter ihnen werden die Aldo- und die Ketohexosen unterschieden, von denen die ersteren vier, letztere drei asymmetrische Kohlenstoffatome aufweisen. Wir heben diese asymmetrischen C-atome durch fetten Druck hervor und betrachten zunächst die Struktur des gewöhnlichen Traubenzuckers, der d-Glukose:



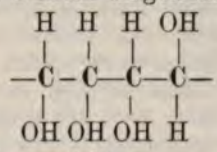
Denken wir uns nun in dieser Formel die an die vier asymmetrischen C-atome gebundenen H- bezw. OH-gruppen nach allen Möglichkeiten vertauscht, so erhalten wir 16 „stereoisomere“ Hexosen und diese sind sämtlich optisch aktiv; acht drehen das polarisierte Licht nach rechts, die acht anderen nach links. Die durch verschiedene Drehung ausgezeichneten „Spiegelbilder“ sind durch Vertauschung der H und OH-gruppen an den asymmetrischen C-atomen ausgezeichnet; so hat z. B. das Spiegelbild der d-Glukose die l-Glukose folgende Struktur:



Von diesen 16 differenten Körpern sind zwar noch nicht alle, aber doch schon eine große Zahl bekannt, und es hat sich ergeben, daß nur rechtsdrehende aber nicht alle rechtsdrehenden gärfähig sind. Außer d-Glukose hat sich nämlich nur noch die d-Mannose und die d-Galaktose als gärfähig erwiesen, Hexosen, deren asymmetrische C-atome in folgender Weise die H- und OH-gruppen binden:

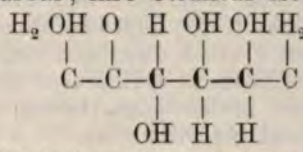


Gegenüber der d-Glukose ist also in der d-Mannose das erste, in der d-Galaktose das dritte C-atom verändert und diese Veränderungen heben die Gärfähigkeit nicht auf; wenn aber, wie bei der d-Talose, das erste und das dritte C-atom umgekehrt werden:



dann ist die Gärfähigkeit vernichtet.

Von allen bekannten Ketohexosen ist nur eine, die d-Fruktose (= Laevulose) vergärbar; ihre Struktur ist die folgende:



Sie stimmt im Verhalten ihrer drei asymmetrischen Kohlenstoffe vollkommen mit der d-Glukose überein, und so ist es einigermaßen verständlich, daß sie ungefähr ebenso leicht gärt wie diese; auch die Mannose hat noch große Aehnlichkeit mit der Glukose, und die Erfahrung zeigt, daß sie leichter vergoren wird als die auch strukturell weiter abweichende Galaktose. Im einzelnen ist freilich eine Einsicht in die Ursache der Vergärbarkeit noch nicht gewonnen. Uebrigens verhalten sich nicht alle Saccharomycesarten gleich in Beziehung auf die Galaktose; S. Pastorianus I vergärt sie ungefähr ebenso rasch wie die drei anderen Hexosen, S. ellipsoideus vergärt sie nur langsam, und S. productivus und apiculatus gar nicht.

Die Disaccharide sind wie gesagt nicht direkt gärfähig, sie müssen erst durch Enzyme unter Wasseraufnahme in Hexosen zerlegt werden. So scheiden die gewöhnlichen Bier- und Weinhefen ein Enzym aus, das in kurzer Zeit den Rohrzucker außerhalb der Zellen in gleiche Teile von Dextrose und Laevulose zerspaltet. Wir sind einer solchen „Invertase“ oder „Saccharase“ schon früher einmal begegnet. Die Spaltungsprodukte werden dann meistens nicht gleich schnell verarbeitet; bei vielen Hefen wird zuerst die Dextrose, bei einzelnen aber auch zuerst die Laevulose in höherem Maße konsumiert; das kann auf einer Differenz im Gärvermögen beruhen, wahrscheinlich aber spielen ganz andere Umstände eine ausschlaggebende Rolle, so z. B. das Diffusionsvermögen (Knecht 1901). In bestimmten Fällen („Monilia candida“ z. B.) könnte man auch an eine direkte Vergärung des Rohrzuckers denken, denn er verschwindet bei der Gärung ohne daß zuvor Invertzucker (= Dextrose + Laevulose) an seine Stelle getreten ist; genaue Untersuchung hat jedoch gezeigt, daß auch hier eine Invertase tätig ist, die aber, weil sie nicht aus den Zellen herausdiffundieren kann, nur innerhalb derselben in Wirksamkeit tritt.

Eine große Anzahl von Hefen vermag nicht nur den Rohrzucker,

sondern ebenso auch die Maltose zu hydrolysieren und die entstehenden Produkte (= 2 Mol. Glukose) zu vergären. Andere (S. Marxianus, Ludwigii, exiguus) greifen nur den Rohrzucker, wieder andere (S. apiculatus, Schizosaccharomyces octosporus) nur die Maltose an. Daraus wird man schließen müssen, daß die „Maltase" ein von der „Saccharase" differentes Enzym ist. Ihr Nachweis war dadurch erschwert, daß sie erst aus der durch Trocknen getöteten Zelle zu erhalten war, da sie offenbar das lebende Plasma nicht zu durchwandern vermag. Ein drittes Disaccharid, die Laktose (Milchzucker) wird wieder von anderen Hefen gespalten, die insgesamt auch Maltose und Saccharose hydrolysieren können. Ebenso wird das vierte natürliche Disaccharid, die Trehalose, durch gewisse Hefen verarbeitet.

Von den künstlichen Disacchariden sowie von dem vergärbaren Trisaccharid Raffinose wollen wir schweigen, da die über sie bekannten Tatsachen nichts prinzipiell Neues ergeben. Und was schließlich die Polysaccharide, wie z. B. die Stärke betrifft, so ist uns schon bekannt, daß auch sie durch ein Enzym, die Diastase, verzuckert werden kann; im allgemeinen aber fehlt den Alkoholgärung erregenden Organismen die Fähigkeit, die Stärke auszunutzen, doch kommt eine solche einzelnen Pilzen, freilich nicht den Hefen (Saccharomyceten) zu, sondern gewissen Mucorineen, so z. B. Mucor alternans, Amylomyces Rouxii, und die Technik hat in den letzen Jahren begonnen, die Fähigkeiten dieser Pilze praktisch zu verwerten.

Eine Frage, die wir wenigstens im Vorübergehen streifen wollen, ist die, ob der Besitz eines bestimmten enzymatischen und Gärungsvermögens eine konstante Eigenschaft eines Organismus ist, oder ob durch Kultur und Gewöhnung Aenderungen darin eintreten können. Das letztere ist namentlich von französischen Forschern behauptet worden, und wenn nach den Studien im Carlsberg-Laboratorium etwa deren Resultate nicht exakt begründet sein sollten (Klöcker 1901), so muß doch hervorgehoben werden, daß prinzipielle Bedenken gegen solche Abänderungen nicht vorliegen, da die Erfahrung gelehrt hat, daß Mikroorganismen durch manche Kultureinflüsse leicht wesentlich verändert werden können, indem sie bestimmte Eigenschaften gewinnen oder verlieren.

Wie schon bemerkt, wird der Zucker bei der alkoholischen Gärung in Kohlensäure und Alkohol gespalten, welche beide in ungefähr gleichen Mengen auftreten; so waren in einem Versuche Pasteurs aus 100 g Rohrzucker, die bei der Hydrolyse 105,26 g Invertzucker geben mußten,

51,0 g Alkohol und
49,1 „ Kohlensäure

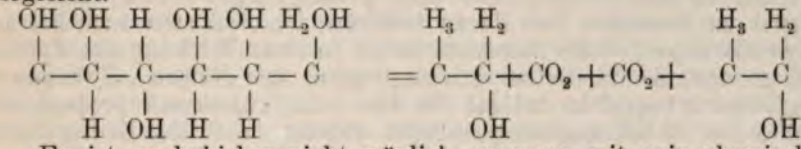
entstanden, der Rest von ca. 5 g war für das Wachstum der Hefe, und die Bildung von Nebenprodukten verwendet worden. Das Verhältnis von Kohlensäure und Zucker ist ungefähr so, wie man es erwarten muß, wenn ein Molekül Rohrzucker unter Wasseraufnahme in je vier Moleküle Kohlensäure und Alkohol zerfällt:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 4\,C_2H_6O + 4\,CO_2$$
$$100\text{ g} + 5{,}3\text{ g} = 53{,}8\text{ g} + 51{,}5\text{ g}$$

Es ist wohl möglich, daß der eigentliche Vorgang der Gärung eben in dieser Zerspaltung des Zuckers besteht. Tatsächlich treten aber immer noch sog. Nebenprodukte auf, die wenigstens bei den älteren Analysen gewiß zum Teil auf die Anwesenheit von fremden Orga-

nismen in der gärenden Flüssigkeit zurückgeführt werden müssen, von denen jedoch einige, so vor allen Dingen Glycerin und Bernsteinsäure, auch bei Verwendung ganz reiner Hefen auftreten. Ihre Menge wechselt aber und hängt erstens von der verwendeten Hefeart und zweitens von deren Ernährung ab, und zwar nicht nur etwa von dem vergärenden Kohlehydrat, sondern auch von der Stickstoffquelle etc. Laborde (1899) fand auf 100 g vergorenen Zucker durch verschiedene Hefen 2,5—7,75 g Glycerin gebildet; auch in Wortmanns (1892) Versuchen mit verschiedenen Weinhefen tritt die Ungleichheit in der Glycerinbildung stark hervor. Die Bildung von Bernsteinsäure pflegt der des Glycerins an Menge nachzustehen und beträgt etwa 0,5 g auf 100 g Zucker; auch sie ist beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Da beide sog. Nebenprodukte von der Hefe auch unter Bedingungen, die eine Alkoholbildung ausschließen, gebildet werden (Udranszki 1889), so haben wir es offenbar mit einem Stoffwechsel eigener Art zu tun, dessen Bedeutung nicht bekannt ist, der aber mit der Alkoholgärung nichts zu tun hat (Wortmann 1898). Auf die Frage nach dem Vorkommen anderer Nebenprodukte, wie Aldehyde, flüchtige Säuren etc., wollen wir hier nicht eingehen; solche bilden sich zwar ohne Zweifel ebenfalls bei reinen Hefegärungen, aber sie sind keine Gärprodukte. Uebrigens stammen viele Stoffe, die einer vergorenen Flüssigkeit einen bestimmten Charakter geben, gar nicht aus der Hefe, sondern aus dem Gärmaterial, beim Wein also aus der Traube.

Die Zerspaltung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure ist eine außerordentlich tiefgreifende; das sieht man am besten, wenn man die Struktur der d-Glukose mit der des Gärungsprodukts vergleicht.



Es ist auch bisher nicht möglich gewesen, mit rein chemischen Mitteln diesen Vorgang nachzuahmen, und man glaubte deshalb lange Zeit, nur das lebende Protoplasma sei zu dieser Zersetzung befähigt. In neuester Zeit ist es aber E. Buchner (1897 u. ff.) gelungen, durch feinstes Zerreiben und Auspressen der Hefe unter hohem Druck einen Saft zu gewinnen, der aus allen Kohlehydraten, die durch Hefe vergoren werden, Alkohol bilden kann. Buchner ist deshalb der Ansicht, die Gärung sei ein rein chemischer Vorgang, der durch einen bestimmten, im Preßsaft enthaltenen Körper verursacht werde. Aber Buchners Entdeckung ist nicht unangefochten geblieben; anfänglich wurde überhaupt bezweifelt, ob die Zuckerzerspaltung durch den Preßsaft mit der von der lebenden Zelle ausgeführten identisch sei; später hat man im Preßsaft lebendes Hefeplasma als wirksames Agens annehmen wollen. Das Hefeplasma müßte dann freilich von einer außerordentlichen Resistenz sein, denn auch nach Fällen mit Alkohol und Aceton hat der wiedergelöste Niederschlag noch Wirkung. Neuerdings hat Albert (1901) solchen Einwänden dadurch die Spitze abgebrochen, daß er die Hefe durch Einbringen in Alkohol und Aether tötete und dennoch ihre Gärkraft erhalten sah. Die so zubereiteten toten Zellen vermögen sowohl in intaktem, wie in gemahlenem Zustand

Alkohol aus Zucker zu bilden. Im ersteren Fall findet freilich, wie bei der lebenden Zelle, die Gärung intrazellular statt, der Zucker wird innerhalb der Zelle zerspalten, da der die Gärung bewirkende Stoff nicht durch die Zellwand diffundieren kann. Das hat aber nichts Auffallendes, da ja auch für manche Enzyme die Unfähigkeit, die Zellwand zu durchwandern, konstatiert worden ist. So hat denn auch Buchner keinen Anstand genommen, die in Rede stehende Substanz als ein Enzym zu betrachten und bezeichnet sie als „Zymase". Es muß aber darauf aufmerksam gemacht werden, daß die Zymase mit den Enzymen, die wir eingehender studiert haben, nicht viel Gemeinsames hat. Bei diesen handelte es sich ja um relativ einfache Wirkungen, Hydrolysen, die auch von anorganischen Körpern ausgeführt werden können. Außer den hydrolysierenden haben wir dann noch auf die oxydierenden Enzyme wenigstens hingewiesen. Von ihnen allen unterscheidet sich die Zymase durch eine viel tiefer greifende Wirkung, durch eine Zersprengung des Zuckermoleküls, die mit fundamentalen Veränderungen in den Bindungen zwischen C, H und O verknüpft ist.

Auch in anderer Hinsicht scheint die Zymase von den Enzymen abzuweichen. Die Dauer ihrer Wirksamkeit ist bei Zimmertemperatur eine sehr kurze; sie wird sehr rasch zerstört, und man muß deshalb zur Gewinnung größerer Mengen von Alkohol viel Preßsaft und konzentrierte Zuckerlösungen verwenden, während ja bei den Enzymen kleine Mengen große Wirkungen hervorbringen. Indes ist vielleicht auf diesen Unterschied kein großes Gewicht zu legen, da möglicherweise die Wirksamkeit der Zymase durch Enzyme des Preßsaftes zerstört wird. Der Unterschied in der Wirkung zwischen den Enzymen und der Zymase scheint uns aber groß genug zu sein, um diese Körper zu trennen. Und da zu erwarten ist, daß man auch bei anderen Gärungen Stoffe finden wird, die in ihrer Wirkung der Zymase analog sind, so dürfte es sich empfehlen, den Namen „Zymasen" als Kollektivbegriff zu wählen für alle vom Organismus produzierten Stoffe, die zu Gärungszerspaltungen führen, und die Buchnersche Zymase als Alkoholase zu bezeichnen. Die Feststellung der Zymasen bedeutet aber zweifellos einen der größten Fortschritte auf dem Gebiete der Gärungstheorie, es verdient daher hervorgehoben zu werden, daß schon E. Traube (1858) „Enzyme" als Ursache der Gärung vermutet hatte, ohne daß es ihm gelungen war, dieselben vom lebenden Substrat zu trennen. Von einer eigentlichen Isolierung der Alkoholase sind wir übrigens auch heute noch weit entfernt.

Mit der Konstatierung der Alkoholase ist nun aber der Alkoholgärung durchaus nicht der Charakter eines Lebensprozesses genommen, denn so gut wie die Enzyme wird auch die Zymase in ihrer Entstehung und in ihrer Wirksamkeit durchaus vom Organismus abhängig sein. Das tritt sehr deutlich hervor, wenn wir die Abhängigkeit der Gärung von äußeren Umständen betrachten. Wir beschränken uns dabei auf die Betrachtung zweier Faktoren, der Temperatur und des Sauerstoffes. Bezüglich der Temperatur haben wir zu konstatieren, daß für die Gärung als Optimum 25° C angegeben werden, während die optimale Wirkung der Zymase viel höher liegen soll. Etwas eingehender müssen wir uns mit dem Einfluß des Sauerstoffes auf die Gärung beschäftigen. Zweifellos ist es für die Wirkung der Zymase im Reagenzglas ganz gleichgültig, ob Sauerstoff zugegen ist, oder

nicht. Nach den Erfahrungen an Pilzen und höheren Pflanzen müßten wir aber erwarten, daß auch die Hefe nur bei Abwesenheit von Sauerstoff Alkohol produziert. In den genannten Fällen tritt ja die Alkoholbildung nur bei der sog. intramolekularen Atmung auf, ist aber ebenfalls durch eine Zymase bedingt; wenigstens hat STOKLASA (1903) eine solche bei Rüben aufgefunden, während GODLEWSKI (1901) ihre Existenz in alkoholproduzierenden Samen nicht erweisen konnte. Es müßte also bei der Rübe die Bildung der Zymase im Organismus durch Sauerstoffmangel ausgelöst werden. Die Hefe aber verhält sich wesentlich anders; sie bildet Alkohol bei Sauerstoffgegenwart, wie bei Sauerstoffmangel. Dieses für die Theorie der Alkoholgärung offenbar sehr wichtige Faktum verdient eingehendere Erörterung, denn man darf durchaus nicht glauben, die alkoholische Gärung sei völlig unabhängig vom Sauerstoff.

Die Hefe hat neben der Gärfähigkeit auch das Vermögen der gewöhnlichen Atmung, und wenn Sauerstoff im Gärsubstrat vorhanden ist, wird ein Teil des Zuckers veratmet, der Rest vergoren. Eine bestimmte Quantität Hefe erzeugt aber um so mehr Alkohol, je weniger ihr die normale Atmung ermöglicht ist, und wenn der Sauerstoff ganz fehlt, so wird aller im Betriebsstoffwechsel verschwindende Zucker vergoren. Da die Ausnutzung der Energie des Zuckers in der Atmung eine viel größere ist als bei der Gärung, so begreift man, daß im letzteren Fall mehr Zucker verbraucht wird. In einem Versuch von GILTAY und ABERSON (1894) z. B. verbrauchte 1 g Hefe (Trockengewicht) in der gleichen Zeit bei Luftzutritt 7 g, bei Luftabschluß 14 g Zucker. Das Maximum der Alkoholbildung bedeutet nun aber keineswegs die optimalen Lebensbedingungen der Hefe. Wachstum und Vermehrung der Hefe ist nämlich in hohem Grade von der Sauerstoffzufuhr abhängig. Bei starker Sauerstoffentziehung hört also die Vegetation schließlich ganz auf, während die Gärung noch länger andauern kann. Leider herrscht unter den verschiedenen Autoren keine Einigkeit darüber, wie weit die Vermehrung der Hefe bei Sauerstoffausschluß geht; während sie von einigen ganz geleugnet wird, geben andere (BEIJERINCK 1894) eine solche auf das 20—30fache der Anfangsmasse an. Wie dem auch sei, jedenfalls ist das Wachstum bei ausschließlicher Alkoholgärung ein beschränktes, ein unbegrenztes bei dem Hinzukommen der Atmung. Da nun aber die Menge des in der Zeiteinheit entstehenden Alkoholes selbstverständlich auch von der Hefemenge abhängt, so kann man a priori nicht wissen, ob eine minimale Hefemasse in Nährlösung mit oder ohne Sauerstoff mit der Zeit mehr Alkohol geben wird. Versuche und Erfahrungen der Praxis haben ergeben, daß bei einer geringen Sauerstoffzufuhr die Vermehrung der Hefe schon so stark gefördert und die Gärung so wenig gehemmt wird, daß hierbei die maximale Alkoholbildung zu beobachten ist. Wird eine passende Nährlösung unter sorgfältigem Luftabschluß mit einer ganz kleinen Hefemenge beschickt, so reißt der Organismus zunächst den in der Flüssigkeit gelösten Sauerstoff begierig an sich; er vermag sogar locker gebundenen Sauerstoff sich anzueignen, kann also z. B. dem Hämoglobin den Sauerstoff entreißen, aber er ist nicht imstande, Indigkarmin zu entfärben. So wächst die Hefe zunächst etwas heran und die alkoholische Gärung setzt in sichtbarer Weise ein, man sieht in der Flüssigkeit Blasen von Kohlensäure auftreten; bald aber werden diese kleiner und kleiner, und schließlich hören sie auf erkennbar zu sein. Es ist dann in hohem Grade auffallend, wie die Zufuhr eines winzigen

Luftbläschens sofort die Intensität der Gärung wieder steigert, und wie daraufhin wieder sichtbare Kohlensäureblasen aufsteigen (Duclaux 1900). Wird aber der Sauerstoff dauernd ausgeschlossen, so geht schließlich die Hefe zugrunde, auch wenn noch Nährstoffe vorhanden sind (Beijerinck 1894). So dürfte also doch wohl auch die eigentliche Alkoholgärung auf die Dauer durch eine geringe Sauerstoffmenge gefördert werden. Die Angaben der Literatur sind freilich in diesen ganzen Fragen in einer Weise auseinandergehend, wie nicht leicht an einem anderen Punkte der Physiologie.

Vielleicht gewinnen wir einen korrekten Ausdruck für das Verhalten der Hefe, wenn wir zwei von Pasteur (1861 u. 1863) herrührende und seither vielbenutzte Ausdrücke hier anführen. Als aerobe Organismen bezeichnet er solche, denen die Sauerstoffatmung unentbehrlich ist zum Durchlaufen ihrer normalen Entwicklung, als anaërobe solche, die ohne Sauerstoff auskommen, oder denen Sauerstoff geradezu schädlich ist. Wir sahen bei Betrachtung der typischen aeroben Pflanze, daß eine gewisse Partiärpressung des Sauerstoffs auch für sie verderblich wird. Bei ihr liegt aber diese schädliche Sauerstoffpression weit über dem normalen O-gehalt der atmosphärischen Luft, während sie bei typischen Anaerobionten viel tiefer liegt. Die Extreme sind indes durch Uebergänge verbunden, die sich in der Zunahme der Schädlichkeit des Sauerstoffes einerseits, wie in der Zunahme der Notwendigkeit des Sauerstoffes andrerseits ganz allmählich abstufen. Da bei der Hefe nichts über die Schädigung durch Sauerstoff bekannt ist, so können wir sie nur bezüglich ihres Sauerstoffbedarfes charakterisieren. Und in der Beziehung unterscheidet sie sich offenbar ebenso von den typischen Aeroben, wie von den Anaeroben, denn sie kann ohne normale Atmung eine zeitlang, aber nicht unbegrenzt, wachsen und sich vermehren.

Damit ist nun aber die Hauptfrage noch gar nicht gelöst: warum bildet die Hefe nicht nur wenn sie an der Sauerstoffatmung behindert ist, sondern unter allen Umständen Alkohol? In energetischer Hinsicht bedeutet das ja offenbar eine Verschwendung, und es frägt sich, ob diesem Verlust ein andersartiger Gewinn gegenübersteht. Eine sehr wahrscheinliche Hypothese verdanken wir Wortmann (1902); er erblickt im Alkohol ein Kampfmittel der Hefe gegen konkurrierende Mikroorganismen, denn in der Tat können die Hefen selbst 10—18 Proz. Alkohol ertragen, während alle anderen in zuckerhaltigen Flüssigkeiten auftretenden Organismen schon von 4—10 Proz. Alkohol schwer geschädigt werden. Es erinnert uns diese Theorie an die Auffassung der Säurebildung bei den Schimmelpilzen, die ja auch nicht um des Energiegewinnes willen eintritt, sondern aus „biologischen Gründen“.[1]) Wenn wir also unsere Definition aufrecht erhalten wollen und nur dann von Gärung reden, wenn ein destruktiver Stoffwechsel zum Zweck des Energiegewinnes vorliegt, dann ist die alkoholische

[1]) Ein Unterschied zwischen der Säurebildung durch Aspergillus und der Alkoholbildung durch Hefe liegt aber darin, daß Aspergillus die Ansäuerung seines Substrates nur soweit treibt, daß anderen Organismen der Aufenthalt verleidet wird; er hört mit der Säurebildung auf, ehe er selbst von seinem Stoffwechselprodukt geschädigt wird. Die Hefe aber produziert so lange Alkohol, bis sie selbst durch ihn vergiftet wird, und anscheinend kommen so ziemlich alle Gärungen durch ihre eigenen Gärungsprodukte schließlich zum Stillstand. Diese Tatsache scheint mir mit Wortmanns Hypothese nicht ganz in Einklang zu stehen.

Gärung ebenso wie die Säuregärung der Pilze aus den Gärungen zu streichen. Es frägt sich aber, was dann noch übrig bliebe von Gärungen, denn anscheinend hat auch anderwärts die Giftwirkung des Hauptproduktes neben dem Energiegewinn eine gewisse Bedeutung. Wir müssen also unsere anfängliche Definition dahin erweitern, daß wir sagen: Gärung ist Dissimilation, die nicht wie die Atmung zu den Endprodukten der Verbrennung führt. Dann muß man freilich auch die Säurebildung bei den Sukkulenten als Gärung bezeichnen.

Wenn wir uns nun dazu wenden, auch andere Gärungen in den Bereich unserer Betrachtungen zu ziehen, so begeben wir uns auf ein Gebiet, in dem der Boden, mehr als nötig wäre, schwankend ist. Zu der Zeit, als die ersten grundlegenden Untersuchungen Pasteurs ausgeführt wurden, wußte man noch nichts von dem, was man heute „Reinkultur" nennt und arbeitete darum zumeist mit mehreren Organismen, konnte also nicht feststellen, was jeder einzelne derselben zu dem Endresultat beigetragen hatte. Und heutzutage, wo die Erkenntnis der Notwendigkeit der Reinkultur allgemein zum Durchbruch gekommen ist, nimmt auf dem Gebiete der Gärungsphysiologie das Streben nach praktischen Erfolgen derart zu, daß wichtige wissenschaftliche Fragen, deren Erledigung möglich wäre, nicht in Angriff genommen werden; dazu kommt die Ueberproduktion in der Literatur, die nur noch von Spezialisten übersehen werden kann. Unter diesen Umständen ist es heute schwieriger als je, eine Skizze des gegenwärtigen Standes unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete zu entwerfen.

Die Alkoholgärung, also die Bildung von Aethylalkohol, ist nicht auf die Hefe beschränkt, vielmehr findet sie sich, wie wir gesehen haben, unter bestimmten Bedingungen auch bei Schimmelpilzen und sogar bei höherstehenden Pflanzen; dagegen ist sie nur bei verhältnismäßig wenigen Bakterien bekannt. Wohl aber haben gewisse Bakterien die besondere Befähigung höhere Alkohole zu bilden; so rühren z. B. die Fuselöle (ein Gemisch von Propyl-, Butyl- und vor allen Dingen Amylalkohol), die sich bei der Branntweinbereitung, insbesondere bei Verwendung der Kartoffel, einstellen, aller Warscheinlichkeit nach von Bakterien her; reine Hefen produzieren sicher keine höheren Alkohole. Ein Bakterium nun, das Propyl- und Butylalkohol entstehen läßt, ist durch Beijerinck (1894) verhältnismäßig genau studiert, und dieses wollen wir zunächst betrachten, da es in mancher Beziehung ein interessantes Gegenstück zur Hefe bildet. Dieser Bacillus butylicus (Granulobacter butylicum Beijerinck) (Fig. 38) bildet lange Stäbchen von ziemlich bedeutender Größe; sie enthalten reichlich ein mit Jod sich blau färbendes Kohlehydrat, die sog. Granulose, und bilden schließlich unter mehr oder weniger spindelförmiger Anschwellung Endosporen. In der Natur kommt dieses Bakterium an den Früchten gewisser Gerstensorten mit großer Konstanz vor, und dementsprechend findet es sich dann auch in den aus ihnen hergestellten Mehlen. Wird ein solches Mehl durch kurzes Aufkochen verkleistert, so gehen bald darauf die Sporen, welche einer so hohen Temperatur für einige Minuten wenigstens Widerstand leisten, in Keimung über, und es tritt eine lebhafte Vermehrung des

Fig. 38. Bacillus butylicus. Nach Beijerinck Vergr. ca. 900.

Organismus ein. Dabei wird die Stärke durch ein ausgeschiedenes diastatisches Enzym in Maltose umgewandelt, und letztere teils zum Aufbau des Organismus verwendet, teils vergoren. Die Gärung verläuft unter Entwicklung von Wasserstoff und Kohlensäure in wechselnden Proportionen; außerdem wird Butylalkohol gebildet. Die Ausbeute an diesem charakteristischsten[1]) Produkte ist indes keine sehr große, sie beträgt etwa 1—3 Proz. der verwendeten Mehlmenge.

Bacillus butylicus unterscheidet sich nun aber — abgesehen von seinem spezifischen zymatischen Vermögen — noch in einem sehr wesentlichen Punkte von der Hefe, nämlich in seinen Ansprüchen an Sauerstoff; er ist streng anaerobiontisch. Will man eine Butylgärung erhalten, so muß man also für eine gründliche Entfernung des Sauerstoffes aus dem Nährsubstrat sorgen, denn bei Verwendung von Bierwürze als Kulturmedium erweisen sich schon kleine Sauerstoffmengen als direkt schädlich. Durch Auspumpen und Durchleiten von Wasserstoff bewirkte Beijerinck eine weitgehende Sauerstoffentfernung, den Rest ließ er durch leicht oxydable Körper (Natriumhydrosulfid) wegnehmen. Bei völliger Abwesenheit jeglichen freien Sauerstoffes trat dann ein unbeschränktes Wachstum des Bakteriums und zugleich die lebhafteste Gärung ein. Aber auch bei Gegenwart von freilich ganz minimalen Sauerstoffspuren begann die Entwicklung des Organismus, der dann in seiner Gestalt etwas von der streng anaeroben Form abwich und keine Sporen bildete. Auf die wichtige Frage nun, ob wir es hier tatsächlich mit einem lebenden Wesen zu tun haben, das ganz ohne Sauerstoff, ganz ohne normale Atmung gedeiht, antwortet Beijerinck (1894 u. 1899) mit Nein, obwohl er im sauerstofffreien Raum nacheinander sieben Kulturen erzielen konnte, obwohl also eine Vermehrung von 1 auf viele Millionen, nicht wie bei der Hefe nur von 1 auf 20 oder 30 stattfand. Was ihn zu dieser Anschauung führt, ist vor allem das Verhalten des Bakteriums unter Deckglas. Viele bewegliche Bakterien suchen sich die Sauerstoffkonzentrationen auf, die ihnen am meisten zusagen, und sammeln sich dort an; bringt man sie auf einen Objektträger und bedeckt sie mit einem Deckglas, so findet nur ein sehr beschränkter Sauerstoffzutritt zu ihnen statt, und die Menge des gelösten Sauerstoffes nimmt vom Rande des Deckglases nach innen rapid ab. Echte Aerobionten sammeln sich dementsprechend in der Peripherie, echte Anaerobionten dagegen im Zentrum; Bac. butylicus aber begibt sich in eine gewisse Entfernung vom Rand, wo eine bestimmte niedrige, aber nicht die minimale Sauerstoffspannung herrscht. Auch gedeiht der Organismus auf anderem Nährsubstrat, z. B. in 1 Proz. Pepton mit $^1/_2$ Proz. Stärkekleister, ebenfalls unter Gärung nur bei leichtem Luftzutritt, und nur in der Bierwürze kann er viele Generationen hintereinander ohne freien Sauerstoff erzeugen. Beijerinck nimmt deshalb in der Bierwürze eine irgend wie gebundene und dem Bacillus zugängliche Sauerstoffreserve an und ist der Meinung, daß alle, auch die sog. obligaten Anaeroben kleine Mengen Sauerstoff gebrauchen, so daß es demnach überhaupt keine Organismen gäbe, die denselben ganz entbehren können. Wenn Beijerinck Recht hat, so ist damit der Unterschied zwischen den Aeroben

[1]) Nach einer neueren Mitteilung entsteht vorwiegend Propylalkohol. (Beijerinck. 1899. Archives néerland. II, 2, 402, Anm.)

und den Anaeroben, oder wie Beijerinck sich ausdrückt, zwischen den Aerophilen und den Mikroaerophilen doch noch ein recht beträchtlicher; denn der Sauerstoffkonsum bei den letzteren ist eben doch unmöglich ein so bedeutender, daß er eine den Betriebsstoffwechsel unterhaltende Atmung ermöglichen könnte; stets muß die Gärung helfend eingreifen. Es wäre ja möglich, daß gewisse Funktionen des Organismus nur bei Sauerstoffatmung sich vollziehen, während für andere die Atmung durch die Gärung substituiert werden kann.

Die Studien Chudjakows (1896) liefern eine interessante Ergänzung zu denen Beijerincks, und sie sollen hier besprochen werden, obgleich sie sich nicht auf Bacillus butylicus, sondern auf zwei buttersäurebildende Bakterien beziehen (die als Clostridium butyricum und Bactridium butyricum bezeichnet werden). Beide sind streng anaerob, ihre vegetativen Zustände werden durch kurzen Aufenthalt an gewöhnlicher Luft schon geschädigt, durch längeren sogar getötet, und selbst ihre Sporen sind auf die Dauer gegen die Wirkung des Sauerstoffes nicht resistent. Geringe Mengen von Sauerstoff werden aber ohne jeden Schaden ertragen. Bactridium butyricum kann sich noch in verdünnter atmosphärischer Luft von 5 mm, Clostridium von 10 mm Druck gut entwickeln; und, was das Merkwürdigste ist, unter solchen Umständen werden die kleinen in der Kultur vorhandenen Sauerstoffmengen völlig absorbiert und vom Organismus verbraucht.

Daß die Entwicklung der genannten Buttersäurebakterien in einem Medium, das keinen freien Sauerstoff führt, in ähnlicher Weise von gebundenem Sauerstoff abhängt, wie Beijerinck das für Bacillus butylicus behauptet, ist aus den Versuchen Chudjakows nicht zu entnehmen; sie wuchsen nämlich auf Dextrose oder Saccharose, Maltose, Stärke, Laktose, Mannit in Verbindung mit Pepton oder Asparagin, Harnstoff, Chlorammonium (aber nicht mit Nitraten) stets in gleicher Weise als Anaerobionten. Da auch der Gehalt der Würze an gebundenem Sauerstoff (in Beijerincks Studien) eine problematische Sache ist, so ist über das Wesen der Anaerobiose auch heute noch nicht das letzte Wort gesprochen; die Wahrscheinlichkeit, daß die betreffenden Organismen ohne Sauerstoff leben können, ist noch immer recht groß. Aber andrerseits liegt doch auch die Möglichkeit vor, daß diese Organismen während der Anaerobiose von *gespeichertem* Sauerstoff leben; jedenfalls sind Organismen bekannt, denen eine solche Befähigung zukommt (Ewart 1897); es sind das einige Bakterien, die sich durch Ausbildung eines Farbstoffes bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Zutritt des Sauerstoffes machen. Der Farbstoff dieser Bakterien hat nämlich — auch wenn er aus den Zellen herausgelöst ist — die Fähigkeit, gerade wie das Hämoglobin des Blutes, Sauerstoff aufzunehmen und derartig zu binden, daß er im sauerstofffreien Raum wieder frei wird und im Laufe einiger Stunden aus den Zellen heraus diffundiert. Es können also diese Organismen eine Zeitlang auch im sauerstofffreien Raum eine normale Atmung unterhalten auf Kosten von Sauerstoffreserven, die sie gespeichert haben. Inwieweit sie aus dieser Fähigkeit einen Nutzen ziehen, ist noch nicht festgestellt. Dagegen haben die Anaerobionten, ob sie nun für immer oder nur für eine gewisse Zeit ohne Sauerstoff leben können, von dieser Befähigung einen großen Nutzen; sie ermöglicht ihnen das Leben an Orten, wo durch die Tätigkeit der

Aeroben der Sauerstoff aufgezehrt ist, und damit wird ihnen auch Nährmaterial zugänglich, das anderen Organismen verschlossen bleibt.

Nachdem wir nun in der Bildung von Aethyl- und Butylalkohol und früher schon in der Bildung von Oxalsäure oder anderen organischen Säuren verschiedene Typen von Gärungen kennen gelernt haben, die sich durch das Bedürfnis nach Sauerstoff sehr wesentlich unterscheiden, müssen wir uns in der Besprechung der zahlreichen anderen Gärungen einschränken. Wir legen den Hauptwert darauf, zu untersuchen, wie die Produkte des Tier- und Pflanzenreiches durch die Gärtätigkeit niederer Organismen in einfache Körper übergeführt werden, die dann vielfach wieder höheren Pflanzen zur Ernährung dienen können.

Beginnen wir da mit dem Alkohol, der bei Gärtätigkeit der Hefe entsteht, so haben wir zunächst zu erwähnen, daß derselbe nicht nur in der Brauerei, Weinbereitung und Brennerei künstlich produziert wird, sondern daß er auch in der Natur überall, wo zuckerhaltige Säfte vorkommen, auftritt. So stellen sich auf der Oberfläche zahlreicher Früchte oder in den durch Blutungsdruck aus den Pflanzen austretenden Säften stets Hefen- oder andere Pilze ein, die eine Alkoholgärung bewirken. Von den dabei entstehenden Hauptprodukten ist das eine, die Kohlensäure, ein vollkommen oxydierter Körper, zu dessen weiterer Verwendung in der Pflanze ein Energieaufwand nötig ist (vgl. S. 157), und der demnach nicht imstande ist, irgend einem Organismus als Material zur Erhaltung des Betriebsstoffwechsels zu dienen, das andere Produkt aber, der Alkohol, ist sogar relativ sauerstoffärmer als der Zucker, und dementsprechend kann er bestimmten Organismen als Betriebsmaterial dienen. Es ist bei früherer Gelegenheit erwähnt worden, daß der Alkohol manchen Pilzen als C-quelle dienen kann, und man wird vermuten, daß diese ihn nicht nur zum Aufbau ihres Körpers verwenden, sondern auch veratmen. In exquisiter Weise tun das die Essigbakterien (vgl. Hoyer 1898, Henneberg 1898), die den Alkohol zu Essigsäure oxydieren. Es geht dieser Prozeß etwa nach der Formel:

$$C_2H_6O + O_2 = C_2H_4O_2 + H_2O$$

vor sich, es ist also bei der Essiggärung ein reichlicher Sauerstoffzufluß unentbehrlich. Dabei soll Kohlensäure zunächst wenigstens gar nicht auftreten, es findet also gar keine normale Atmung statt; erst wenn der Alkohol aufgezehrt ist, wird die gebildete Essigsäure weiter zu Kohlensäure verarbeitet (ob von allen Essigbakterien?). Zurzeit kann man nicht mit Sicherheit sagen, ob es sich bei der Essigsäuregärung in erster Linie um eine Ansäuerung des Substrates handelt, die Konkurrenten ausschließt, oder nur um die Ausnutzung der chemischen Energie des Alkohols. Das letztere scheint uns unwahrscheinlich, weil dann das Stehenbleiben bei der Essigsäure unerklärlich wäre, und für die erstere Möglichkeit läßt sich der Umstand anführen, daß die Essigbakterien gegen die Essigsäure resistenter sind als andere Organismen.

Die Essigbakterien sind übrigens gar nicht so ausschließlich an die Gegenwart von Alkohol gebunden, sie können auch mit verschiedenen anderen Substanzen auskommen, die sie alle oxydieren; so verwandeln sie höhere Alkohole in die entsprechenden Fettsäuren, z. B. Propylalkohol in Propionsäure, Butylalkohol in Buttersäure; einige von ihnen oxydieren ferner Glukose zu Glukonsäure, Mannit

zu Laevulose, Sorbit zu Sorbose. Außerdem ist aber auch für viele Essigbakterien die Bildung von Oxalsäure aus Zucker und vielen anderen organischen Verbindungen — jedoch kaum aus Alkoholen — bekannt geworden (Banning 1902). Der Zucker ist übrigens eine gute C-quelle für die Essigbakterien und kann mit einer beliebigen N-quelle zum Wachstum ausgenutzt werden; auch manche Säuren, z. B. die Essigsäure, dienen als Nährstoff, während der Alkohol nur als Gärstoff in Betracht kommt.

Wenn die Essigbakterien nicht selbst die Essigsäure weiter verbrennen, so sorgt dafür in der Natur ein weitverbreiteter, unter dem Namen Saccharomyces Mycoderma bekannter Organismus, und es ist dann durch aufeinanderfolgende Tätigkeit dreier Lebewesen, der Hefe, der Essigbakterien, des Mycoderma schließlich der Zucker zu denselben Endprodukten übergeführt, die bei normaler Veratmung in einer beliebigen Pflanze aus ihm entstehen.

Die geschilderten Zersetzungen sind nicht die einzigen, denen der Zucker und verwandte Kohlehydrate unter dem Einfluß von Mikroben in der Natur ausgesetzt sind. Sehr häufig ist z. B. die Entstehung von Milchsäure oder von Fettsäuren. Bakterien, die Milchsäure nebenbei produzieren, sind zu Dutzenden beschrieben, aber nur einige bilden diese Säure in einem solchen Maße, daß man von Milchsäuregärung reden kann. Wenn freilich, wie beim Bacillus lactis acidi, die ganze Gärung in der einfachen Spaltung von 1 Mol. Glukose in 2 Mol. Rechtsmilchsäure oder wie beim Bac. acidificans longissimus in 2 Mol. Linksmilchsäure besteht, dann ist von einer Gärung im alten Sinne keine Rede, denn bei diesem Prozeß ist keine Energie zu gewinnen und seine Bedeutung dürfte nur in der Ausschließung von Konkurrenten liegen. Andere Milchsäurebakterien bilden aber auch noch andere Gärprodukte.

Von Fettsäuren, die in Gärprozessen entstehen,[1]) besprechen wir hier nur die Buttersäure. Sie kann sich ebenfalls aus Zucker, außerdem aber auch aus Milchsäure und indirekt aus den Polysacchariden Stärke, Dextin, Inulin etc. bilden, und zwar entsteht sie meistens unter dem Einfluß anaerober Bakterien, deren eine ganze Menge mehr oder minder genau beschrieben worden ist; sie zeigen vielfach morphologisch große Aehnlichkeit untereinander und mit dem oben geschilderten Bacillus butylicus. Der letztere ist nach Beijerinck (1894) indes gerade dadurch charakterisiert, daß er nur Butylalkohol, aber keine Buttersäure produziert, während der an ähnlichen Orten wie der butylicus vorkommende B. saccharo-butyricus (Granulobacter s. b. Beijerinck) neben Butylalkohol, Kohlensäure und Wasserstoff reichliche Mengen von Buttersäure erzeugt. Grimbert (zit. nach Duclaux, Traité de Microbiol. Bd. 4) hat einen Bac. orthobutylicus beschrieben, der außer den eben genannten Stoffen auch noch Essigsäure liefert, ebenso soll sich ein von Perdrix (zit. nach Duclaux) studierter „bacille amylozyme" verhalten. In den genauer untersuchten Fällen hat sich gezeigt, daß das Verhältnis der Gärprodukte kein konstantes ist, denn während z. B. bei dem „bacille amylozyme" anfangs die Menge der CO_2 weit hinter der des H bleibt, treten späterhin beide in ungefähr gleicher Menge auf; ebenso wird die Essigsäure

[1]) Auch bei tierischen Anaerobionten scheinen Fettsäuren als Gärungsprodukte aufzutreten, so z. B. bei Ascaris Propionsäure. Weinland. 1901. Z. f. Biologie 24, 55.

nur bei Beginn der Gärung gebildet, später nicht mehr. Ueber die Ursachen der Veränderungen, ja über die Ursachen des Auftretens so verschiedener Produkte überhaupt, fehlt noch jede Andeutung, doch sind Aufklärungen von der Zukunft zu erwarten, besonders wenn es gelingen sollte, die wirksamen Zymasen zu finden und zu isolieren, und wenn es sich etwa zeigen sollte, daß in einem und demselben Organismus mehrere differente Zymasen existieren, deren Wirksamkeit in verschiedener Weise von äußeren Faktoren beeinflußt wird.

Wie bemerkt, können auch Polysaccharide wie Stärke von gewissen Buttersäurebakterien verarbeitet werden; einige vermögen aber sogar Cellulose anzugreifen, wie z. B. eine von Omelianski (1902) in Winogradskys Laboratorium studierte Form, ein Bacillus von sehr geringer Dicke (0,2 μ), der in einer Endanschwellung runde Sporen bildet, aber keine Blaufärbung mit Jod gibt. Er läßt sich in einer mineralischen Nährlösung, der schwedisches Filtrierpapier als Kohlenstoffquelle, ein Ammonsalz als N-quelle und Kreide zur Neutralisation der auftretenden Säure beigesetzt ist, unter den Bedingungen der Anaerobiose kultivieren. Die Cellulose wird erst durchscheinend, geht im Laufe von Monaten schließlich ganz in Lösung über und wird in Essigsäure, Buttersäure, Spuren anderer Fettsäuren, Kohlensäure und Wasser zerlegt. In einem bestimmten Fall z. B. entstanden aus 3,35 g Cellulose:

2,240 g Essig- und Buttersäure (in wechselnder Proportion),
0,972 „ Kohlensäure,
0,014 „ Wasserstoff.

Offenbar wird die Cellulose zunächst in einfachere Kohlehydrate gespalten; merkwürdigerweise ist es aber bis jetzt nicht geglückt, den Bacillus auf einem anderen Substrat als auf Cellulose zur Entwicklung zu bringen.

So wird also die Cellulose, die in ungeheuren Massen alljährlich von den höheren Pflanzen erzeugt wird und, einmal gebildet, zumeist von ihnen nicht mehr ausgenutzt werden kann, wieder in den Stoffwechsel der Organismen hereingezogen, und so kommen enorme Mengen von Kohlenstoff, die sonst brach liegen, in Humus, Torf, Kohle übergehen würden, wieder im Lebensgetriebe zur Verwertung. Und der genannte Bacillus ist nicht der einzige, der in diesem Sinne wirkt. Schon öfter ist behauptet worden, daß aus Cellulose auch Methan hervorgehen könne, und das reichliche Vorkommen dieses Gases an Orten, wo viel Cellulose der Zerstörung anheimfällt, spricht für die Richtigkeit dieser Behauptung. Vor kurzem ist es nun Omelianski gelungen, den Erreger dieser Methangärung der Cellulose in einem Bacillus zu finden, der dem eben beschriebenen ähnlich sieht, aber noch dünner und zarter konturiert ist. Er gedeiht in der gleichen Nährlösung wie der Bacillus der Wasserstoffgärung, vergärt aber die Cellulose zu Essigsäure, Buttersäure, Kohlensäure und Methan. In einem Versuche Omelianskis entstanden aus 2,0065 g Cellulose, die bei der Gärung verschwanden:

Methan	0,1372 g
Kohlensäure	0,8678 „
Flüchtige Säuren	1,0223 „
Sa.	2,0273 g

Es entfallen also etwa 50 Proz. der Gärprodukte auf die flüchtigen Säuren, und von diesen entsteht die Essigsäure ungefähr in 9fach größerer Menge als die Buttersäure.

In der Natur kommen die Bacillen der „Wasserstoff"- und der „Methan"gärung vielfach gleichzeitig vor, und es war ganz außerordentlich schwierig, dieselben zu isolieren. Solange aber diese Isolierung nicht ausgeführt war, traten auch in den Kulturen die Gärprodukte beider Organismen auf, wobei bald der eine, bald der andere mehr dominierte. Man wird vermuten dürfen, daß die ungleichen Ergebnisse auch anderer Gärungen vielfach auf der Verwendung unreiner Kulturen beruhe, und es ist darum Omelianskis Arbeit in methodologischer Hinsicht ganz außerordentlich wichtig.

Neben der Cellulose gehören die Pectine zu den Stoffen, die die pflanzliche Zellmembran aufbauen. Auch sie werden von der Pflanze nicht wieder aufgelöst, sondern sie verbleiben in den abfallenden Blättern, Zweigen etc., um dann am Boden oder im Wasser von ganz bestimmten Mikroorganismen ausgenutzt zu werden. Wir verdanken Winogradsky (1895) und Behrens (1902) den Nachweis, daß gewisse Bakterien, wahrscheinlich Buttersäurebakterien, die „Pectingärung" in der Natur ausführen, doch ist noch nichts Näheres über die Gärprodukte bekannt. Auch manche Mucorarten lösen die Pectine auf. — Diese Pectinlösung spielt übrigens in der Praxis der Hanf- und Flachsbereitung eine Rolle, da die Isolierung der Fasern dieser Pflanzen erst nach vorhergehender Pectingärung, d. h. nach Lösung der Mittellamellen möglich ist.

Wenn wir nun die Endprodukte einer Gärung wie der „Cellulosegärung" betrachten, so fällt auf, daß sie teils im Zustand völliger Oxydation (CO_2), teils in dem der äußersten Reduktion (CH_4, H), teils auch im intermediären Zustand sich befinden (Essigsäure, Buttersäure etc.). Alle nicht völlig oxydierten Verbindungen können aber noch Arbeit leisten. Während nun eine Verwertung der Energie, die durch Oxydation von Methan oder Wasserstoff erzielbar wäre, zurzeit noch nicht bekannt ist, werden dagegen Stoffe wie Milchsäure, Buttersäure und viele andere organische Säuren von zahlreichen Mikroben veratmet oder vergoren. Die zahllosen Körper, die bei ihrer Zersetzung auftreten, sollen hier nicht angeführt werden; ebensowenig soll auf die Gärprodukte aus den höheren Alkoholen: Glycerin, Mannit, Dulcit u. a. eingegangen werden. Bemerkt sei nur, daß keines der Produkte dieser Gärungen sich in der Natur ansammelt, daß immer wieder andere Organismen mit ihren spezifischen Fähigkeiten die ersten Gärungserreger ablösen, bis schließlich die organische Substanz in einfache anorganische Verbindungen übergeführt ist, die dann wieder von den höheren Pflanzen ausgenutzt werden können. So vollzieht sich auf der Erdoberfläche ein ständiger Wechsel, ein ständiger Kreislauf der Stoffe, den wir bei späterer Gelegenheit noch einmal näher ins Auge fassen wollen (Vorl. 19).

Aber nicht nur die einfachen organischen Körper wie Kohlehydrate, Säuren, Alkohole fallen, wenn sie aus dem lebenden Organismus ausgetreten sind, der Vergärung durch Mikroben anheim, sondern auch kompliziertere, und selbst die kompliziertesten, die Eiweißkörper, haben dasselbe Schicksal. Dabei werden die Eiweißkörper zuerst durch ausgeschiedene Enzyme mehr oder minder weit abgebaut und erst ihre Spaltungsprodukte erleiden dann die eigentliche Gärung. Obwohl nun von zahllosen Bakterien die Fähigkeit, Eiweiß zu vergären, bekannt ist, und obwohl viele Studien über die dabei auftretenden Produkte vorliegen, so übersehen wir doch in keinem Fall

die chemischen und biologischen Umstände der Gärung so vollständig, daß wir eine genauere Darstellung des Gärungsverlaufes geben könnten. Darum beschränken wir uns auf einige wenige Andeutungen. Wird Eiweiß durch anaerobe Bakterien verarbeitet, so spricht man von Fäulnis, und diese ist durch das Auftreten von übelriechenden Verbindungen (Indol, Skatol) charakterisiert, während solche bei der unter Luftzutritt vor sich gehenden „Verwesung" zu fehlen pflegen. In der Natur werden beide Prozesse gewöhnlich Hand in Hand gehen, es wird also die Leiche eines Tieres oder einer Pflanze zunächst in Verwesung übergehen; bald aber haben, namentlich im Innern des Körpers, die aeroben Formen den Sauerstoff konsumiert, und nun wird die weitere Zersetzung durch Anaerobe, also als Fäulnis, fortgeführt. Durch eine Reihe von aufeinander folgenden oder schon nebeneinander lebenden Organismen wird dann schließlich das Eiweißmolekül nach Durchlaufung zahlreicher Zwischenprodukte in einige einfache Körper zerlegt, nämlich: Kohlensäure, Methan, Wasserstoff, Ammoniak, freier Stickstoff, Schwefelwasserstoff, Phosphorsäure.

Auf einige dieser Endprodukte der Eiweißgärung kommen wir noch in den folgenden Vorlesungen zurück.

Literatur zu Vorlesung 17.

Albert. 1901. Centralbl. Bakt. II, **7**, 473.
Banning. 1902. Centralbl. Bakt. II, **8**, 395.
Behrens. 1902. Centralbl. Bakt. II, **8**, 114.
Beijerinck. 1894. Archives néerlandaises **29**, 1.
— 1899. Arch. néerl. II, **2**. (Centralbl. Bakt. 1900, II. **6**, S. 341.)
Buchner, E. 1897. Alkoholische Gärung ohne Hefezellen (Berichte d. Chem. Ges. 1897, S. 117; ferner in derselben Zeitschrift zahlreiche Mitteilungen 1897 u. f. — Vgl. auch die zusammenfass. Berichte in der botan. Ztg. 1898 u. f.).
Nach Abschluß des Manuskriptes erschien noch: Buchner, E. u. H. u. Rapp. 1903. Die Zymasegärung. München, Berlin.
Chudiakow. 1896. Zur Lehre von d. Anaerobiose. Ref. von Rothert Cbl. Bakt. 1898, II. **4**, 389.
Diakonow. 1886. Berichte D. botan. Ges. **4**, 2.
Duclaux. 1900. Traité de microbiologie **3**, 308. Paris.
Ewart. 1897. Journal of the Lin. Soc. Botany **33**, 123.
Fischer, E. 1898. Z. f. physiol. Ch. **26**, 60—87.
Giltay u. Aberson. 1894. Jahrb. wiss. Bot. **26**, 543.
Godlewski u. Polzeniusz. 1901. Bullet. Acad. de Cracovie.
Hansen. 1888. Rech. s. la phys. et la morphologie des ferments alcooliques VII. Action des ferments alcool. sur les diverses espèces de sucre (Meddel. f. Carlsberg Laborat. **2**, Heft 5).
Henneberg. 1898. Kochs Jahresbericht **9**, 249 u. 251.
Hoyer. 1898. Ref. in Kochs Jahresbericht **9**, 242.
Knecht. 1901. Cbl. Bakt. II, **7**, 165.
Klöcker. 1901. Cbl. Bakt. II, **7**, 152.
Laborde. 1899. Compt. rend. Paris **129**, 344. (Kochs Jahresbericht S. 98.)
Mazé. 1900. Annales Instit. Pasteur **14**, 350.
Omelianski. 1902. Centralbl. Bakt. II, **8**, 193.
Pasteur. 1859. Annales de chim. et de phys. III, **58**, 347.
— 1861. Compt. rend. **52**, 344; 1863 **56**, 416 u. 734.
Stoklasa, Jelinek u. Vitek. 1903. Beitr. z. chem. Phys. u. Pathologie **3**, 460.
Traube, E. 1858. Theorie der Fermentwirkungen. Berlin.
Udranszki. 1889. Zeitschr. f. phys. Chem. **13**, 539.
Winogradsky. 1895. Compt. rend. Paris **121**, 742.
Wortmann. 1892. Landw. Jahrb. **21**, 901.
— 1898. Landw. Jahrb. **27**, 631.
— 1902. Weinbau u. Weinhandel.

Vorlesung 18.

Die Sulfo- und die Nitrobakterien.

Am Ende der letzten Vorlesung wurde erwähnt, daß der Schwefel des Eiweißmoleküls bei der Fäulnis in Form von Schwefelwasserstoff frei wird. Es gibt aber in der Natur noch andere Prozesse, durch die H_2S entsteht. An manchen derselben sind auch wieder Mikroorganismen beteiligt, so an der Reduktion von Sulfaten, die sowohl durch das streng anaerobe Spirillum desulfuricans (Beijerinck 1895), als auch durch mehr aerobe Formen (Beijerinck 1900) in ziemlichem Umfang besorgt wird, ohne daß man sagen könnte, was für ein Nutzen ihnen aus dieser Reduktion erwächst. Indes ist es nicht unsere Absicht, diese Vorgänge näher zu verfolgen, denn es interessiert uns jetzt nur ihr Endprodukt, eben der Schwefelwasserstoff und dessen weitere Veränderung unter dem Einfluß gewisser Bakterien, die man unter dem Namen Schwefelbakterien kennt.

Als ersten Typus der Schwefelbakterien besprechen wir die Gattung Beggiatoa (Fig. 39, a), die man am kürzesten als eine farblose Oscillaria charakterisieren kann, in deren Protoplasma reichliche Ablagerungen von Schwefelkörnchen oder -tröpfchen gefunden werden. Schon die Existenz so großer Mengen reinen Schwefels in den Zellen legt die Vermutung nahe, daß derselbe eine besondere Rolle im Leben dieses Organismus spiele, und eingehende Untersuchungen haben das bestätigt. Nachdem man lange Zeit Beggiatoa für die Ursache der Schwefelwasserstoff*bildung* gehalten hatte, ist von Hoppe-Seyler (1886) der Beweis erbracht worden, daß das nicht der Fall ist, daß Beggiatoa vielmehr den Schwefel durch *Oxydation des Schwefelwasserstoffes* gewinnt ($H_2S + O = H_2O + S$); Winogradsky (1887) hat in einer klassischen Arbeit diesen Vorgang näher verfolgt und seine Bedeutung für den Organismus klargelegt.

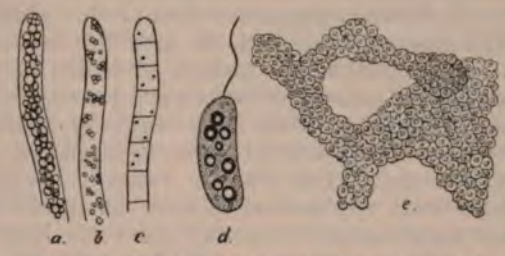


Fig. 39. Schwefelbakterien. *a—c* Beggiatoa Vergr. 1000. *d* Chromatium Okenii. Vergr. 900. *e* Lamprocystis roseo-persicina Vergr. 500. Aus Fischer, Vorl. üb. Bakterien, 2. Aufl.

Beggiatoa kommt in der Natur überall im Schlamm von Salz- und Süßwasser vor, wenn das Gewässer oder der Boden eine genügende Menge von Sulfaten führt. Diese Sulfate spielen aber für sie nur insofern eine Rolle, als sie anderen Organismen das Material für eine Schwefelwasserstoffbildung liefern. Wenn also Schwefelwasserstoff schon in einem Gewässer vorhanden ist, so sind Sulfate ganz überflüssig. Deshalb tritt Beggiatoa auch in den Schwefelquellen auf und wächst da sogar ganz besonders üppig. Winogradsky konnte nun beobachten, wie die Beggiatoen in einiger Entfernung von der Quelle allmählich in immer geringerer Menge auftreten und wie ihr schließliches völliges Fehlen mit dem Verschwinden des Schwefelwasserstoffes aus dem Wasser zusammenfällt.

Solche Beobachtungen in der Natur lassen schon die Wichtigkeit des H_2S für das Leben der Beggiatoa erkennen, größere Sicherheit und genaueren Einblick gewähren aber erst Kulturen. Wollte man Beggiatoa in der Weise kultivieren, wie man es für die Mehrzahl der Pilze und Bakterien zu tun pflegt, wollte man ihr also ein festes oder flüssiges Substrat bieten, das reich an organischer Substanz ist, so würde sie in kürzester Zeit absterben. Bringt man dagegen eine kleine Menge der Beggiatoa auf den Objektträger, bedeckt sie mit einem Deckglas und gibt ihr täglich neues schwefelwasserstoffhaltiges Wasser (WINOGRADSKY verwandte ein natürliches aus Bad Langenbrücken stammendes Wasser, dem noch H_2S zugesetzt war), so bleibt sie nicht nur am Leben, sondern vermehrt sich bald so stark, daß man genötigt ist, von Zeit zu Zeit durch Entfernung größerer Massen für die weitere Entwicklung des Restes Platz zu schaffen. Mit einer solchen in gutem Wachstum befindlichen Mikrokultur lassen sich nun leicht die folgenden entscheidenden Versuche ausführen:

1. Die Kultur wird zweimal täglich mit Langenbrückener Schwefelwasser versehen, das durch Stehen an der Luft seines Schwefelwasserstoffes beraubt ist. Die Beggiatoen verlieren bald ihren Schwefel, um keinen mehr zu bilden; sie gehen allmählich zugrunde.

2. Wird dagegen der Kultur das gleiche Wasser mit H_2S-gehalt zugesetzt, so entwickelt sie sich wie bisher lebhaft weiter.

Der einzige Unterschied zwischen den beiden Kulturen ist aber das Fehlen bezw. die Gegenwart des Schwefelwasserstoffes, und daraus folgt, daß dieser Stoff den Beggiatoen unentbehrlich ist, und daß sie aus ihm den Schwefel ihres Zellinhaltes bilden. Da das nur durch Oxydation möglich ist, so verlangt Beggiatoa auch unbedingt die Gegenwart von Sauerstoff, doch macht sie in bezug auf dieses Element ihre ganz besonderen Ansprüche: ein Zuviel ist ihr ebenso unangenehm wie ein Zuwenig. Wollte nun der Experimentator die Sauerstoffzufuhr zur Kultur regulieren, so würde er unüberwindbaren Schwierigkeiten gegenüberstehen, die sofort schwinden, wenn er den Organismus selbst für das richtige Maß von Sauerstoff sorgen läßt; da Beggiatoa eine frei bewegliche Form ist, so kann sie sich gerade so gut wie viele andere bewegliche Organismen (vgl. S. 260), die optimale Konzentration des Sauerstoffs *aufsuchen*, wenn ihr vom Rande des Deckglases bis zur Mitte alle Abstufungen von Sauerstoffspannungen geboten werden. Läßt man einen mit Deckglas bedeckten Tropfen verdünnten Schwefelwasserstoffwassers *ohne* Beggiatoen in der feuchten Kammer stehen, so bemerkt man nach einigen Stunden, daß die Bildung von Schwefelkörnchen, die sich unter dem Einfluß der Luft vollzieht, nur etwa auf eine Entfernung von einem Millimeter vom Rande aus stattfindet, während die zentrale Partie lange unoxydiert bleibt, vorausgesetzt, daß man durch öftere Erneuerung der Flüssigkeit deren Schwefelwasserstoffgehalt auf ungefähr der gleichen Höhe hält. Setzt man nun unter das Deckglas eine kräftige Flocke von Beggiatoa, so sieht man die Fäden bald nach dem Rande hinwandern und dort in einer Entfernung von 1 mm einen dicken weißen, mit bloßem Auge wahrnehmbaren Saum bilden. Die Beggiatoa vermeidet also die Peripherie des Tropfens, wo lebhafter Zutritt des Sauerstoffes stattfindet, ebenso wie die zentralen sauerstofffreien Partien; sie weicht aber, wenn man die Erneuerung der Flüssigkeit

unterläßt, mit dem allmählichen Verbrauch des Schwefelwasserstoffes immer tiefer nach dem Zentrum des Präparates. Wenn ein Beggiatoafaden das Optimum der Sauerstoffspannung aufgefunden hat, so hat er es durch geringe Ortsveränderungen in der Hand, bald in eine H_2S-reiche Zone zu gelangen, wo überwiegend die Aufnahme dieses Gases erfolgt, bald auch wieder sich in solche Regionen zu begeben, wo die Oxydation desselben stattfinden kann.

Das Verhalten der Beggiatoa in der Natur stimmt mit dem in der mikroskopischen Kultur überein. Stets sucht sie sich im Schlamm unserer Sümpfe, ebenso wie in den Schwefelquellen, eine Region optimaler Sauerstoffspannung auf, sie lebt also in der Schwefelquelle an den flachen, vom Wasser nur überflossenen Stellen und vermeidet die tieferen Bassins. Dabei spielt freilich nicht nur der Sauerstoff, sondern auch der Schwefelwasserstoff eine Rolle, denn auch von ihm vermag sie nur eine bestimmte, nicht gerade hohe Konzentration zu ertragen.

Aber Beggiatoa sammelt nicht nur Schwefel in ihren Zellen an, sondern sie löst ihn auch wieder auf, und beide Prozesse gehen offenbar immer gleichzeitig von statten, wenn man das auch nicht direkt erkennen kann. Denn ein Verschwinden des Schwefels läßt sich eben nur dann nachweisen, wenn man seine Neubildung durch Entziehung des Schwefelwasserstoffes verhindert. Die Mengen von Schwefel, die dann verschwinden, sind ungeheuer. Als Winogradsky einer gesunden Kultur alle 2—3 Stunden an einem Tag neues H_2S-haltiges Langenbrücker Wasser zuführte, waren die Fäden am Abend mit Schwefel überfüllt (Fig. 39a), und nachdem dann die H_2S-zufuhr aufhörte, lösten sie in 12—15 Stunden diese Schwefelmassen fast völlig auf; Fig. 39b stellt den Faden nach 24 stündigem Verweilen ohne H_2S dar; die Fig. c ist 48 Stunden später der gleichen Kultur entnommen. Nach Winogradskys Schätzung verbraucht das Protoplasma einer Zelle pro Tag das Vierfache oder mehr seines Gewichtes an Schwefel. Schon diese Quantitäten lassen es als unmöglich erscheinen, daß der Schwefel zum Aufbau des Eiweißes oder überhaupt zur Synthese irgend welcher Substanzen verbraucht wird, denn das Wachstum der Beggiatoen ist ein verhältnismäßig langsames, nur selten verdoppelt ein Faden in 24 Stunden seine Länge. In der Tat läßt sich auch nachweisen, daß der Schwefel ein ganz anderes Schicksal erfährt: er wird in der Zelle weiter oxydiert, und die gebildete Schwefelsäure zersetzt offenbar schon innerhalb der Zelle die aus dem Wasser stammenden Karbonate und tritt etwa als Gips in die Kulturflüssigkeit zurück. Beggiatoa oxydiert also H_2S zu SO_3 und lagert das Zwischenprodukt Schwefel gewissermaßen als Reservestoff ab. Es müßte also bei Beschränkung des H_2S-zutrittes, bei Darreichung recht verdünnter Lösungen, gelingen, diese Bakterien zu kultivieren, ohne daß es in ihrem Zellinnern zu einer Anhäufung von Schwefel zu kommen braucht. Gerade wie die S-bildung aus H_2S, so verläuft auch die SO_3-bildung aus S auch ohne Zutun der Bakterie; während aber der erstere Prozeß in den Zellen von Beggiatoa annähernd mit derselben Energie sich zu vollziehen scheint wie im Wasser, hat der Organismus offenbar Mittel, die Schwefelsäurebildung sehr zu beschleunigen (Enzyme?)

In dem geschilderten Oxydationsprozeß, der, wie gesagt, für das Leben der Beggiatoen unbedingt notwendig ist, haben wir einen für diesen Organismus höchst charakteristischen Vorgang kennen gelernt.

der bei weitem der Mehrzahl der Lebewesen fehlt. Er ist aber nicht die einzige Eigentümlichkeit dieser merkwürdigen Pflanze. Beggiatoa besitzt weder Chlorophyll, noch einen anderen verwandten Farbstoff, der die Vermutung aufkommen lassen könnte, sie sei autotroph; man hat sie auch stets für heterotroph gehalten. In den mikroskopischen Kulturen Winogradskys, in denen lebhafte Vermehrung eintrat, war aber das Langenbrückener Mineralwasser die einzige Nahrung, die ihr geboten wurde, und dieses enthält an Stickstoff nur Spuren von NH_3 und HNO_3 und von organischen Substanzen nur 0,0005 Proz., also verschwindende Mengen. Diese genügen aber, wie gesagt, um Leben und Wachstum zu unterhalten, obwohl sie auch in qualitativer Hinsicht nicht so sind, daß man ihnen einen besonderen Nährwert zutrauen würde. Nach der Untersuchung von Fresenius sollen sie wenigstens teilweise aus Ameisen- und Propionsäure bestehen. Und als Winogradsky Lösungen anwandte, die Zucker, Pepton, Asparagin etc. enthielten, konnte er die Beggiatoen nie so gut, wie in Langenbrückener Wasser kultivieren, meistens gingen sie sogar unter solchen Umständen rasch zugrunde.

Die Gesamtauffassung, die sich nun Winogradsky auf Grund seiner Versuche vom Leben der Beggiatoen gemacht hat, ist folgende: Die Oxydation des H_2O zu SO_3 ist ein Vorgang, bei dem Energie frei wird, und diese freiwerdende Energie leistet den Beggiatoen dasselbe, was sonst durch die Atmung erzielt wird. Während die gewöhnlichen Organismen organische Substanz, Teile ihres eigenen Körpers, bei der Atmung preisgeben müssen, veratmet Beggiatoa den H_2S, und dadurch spart sie organische Substanz. So ist es auch begreiflich, daß sie in bezug auf Qualität und Quantität der organischen Nährstoffe so bescheidene Ansprüche macht, denn sie braucht diese ja nur zum Aufbau des eigenen Körpers, nicht auch zum Lebensbetrieb (vgl. S. 278). Die Möglichkeit einer normalen Atmung neben der SH_2-oxydation leugnet Winogradsky freilich nicht, doch hält er sie nicht für wahrscheinlich.

An Beggiatoa schließen sich nun einerseits farblose Schwefelbakterien an (Thiothrixarten), die in allen wesentlichen Punkten mit ihr identisch [1]) sind, andrerseits aber ein ganzes Heer von sog. roten Schwefelbakterien (Fig. 39 d, e), deren physiologische Erforschung, wenn sie auch noch nicht zu einem befriedigenden Ziel geführt hat, doch schon heute wichtige Differenzen gegenüber Beggiatoa aufgedeckt hat. Sie sind zunächst einmal durch den Besitz eines roten, in verschiedenen Nüancen auftretenden Farbstoffes (Bakteriopurpurin) ausgezeichnet, dessen bisher bekannt gewordene Eigenschaften keine Anhaltspunkte für seine physiologische Bedeutung geben können. Sodann unterscheiden sie sich von Beggiatoa in ihrem Vorkommen, denn sie suchen stark H_2S-haltiges Wasser auf und werden selbst durch eine konzentrierte H_2S-lösung nicht geschädigt; sie leben demnach, wenigstens scheinbar, anaerob und fliehen auch aus Orten mit größerem Sauerstoffgehalt. Endlich bewegen sie sich dem Lichte zu oder entwickeln sich stets im Licht, während Beggiatoa lichtscheu ist. Gemeinsam mit Beggiatoa ist ihnen jedoch die Verwertung des H_2S. — Da sie aber in konzentrierten Lösungen dieses Gases leben, so ist nicht einzusehen, wie sie sich da den nötigen Sauerstoff aneignen

[1]) Neuerdings wird der Schwefelgehalt von Thiothrix von Wille 1902 (Biolog. Ctbl. 22, 257) bestritten; vgl. aber Molisch 1903 (Bot. Ztg. 61, 57).

können. Nach der Darstellung WINOGRADSKYS (1888, b) geschieht das in der Weise, daß sie stets in Gesellschaft mit anderen Mikroben leben, die mit Chlorophyll versehen sind und dementsprechend CO_2 zerlegen, also O ausscheiden. Die roten Schwefelbakterien sollen dann diese Spuren von Sauerstoff aufsaugen und zur Oxydation des H_2S verwenden. Und in der Tat gelang es WINOGRADSKY nur dann, die roten Schwefelbakterien zur Entwicklung zu bringen, wenn solche grüne Formen mit ihnen vermischt wurden.

Eine andere Deutung hat ENGELMANN (1888) ausgesprochen. Er will mit Hilfe seiner früher besprochenen Bakterienmethode (S. 129) nachgewiesen haben, daß die roten Schwefelbakterien unter der Mitwirkung des Lichtes, und zwar besonders der ultraroten Strahlen, Kohlensäure zerlegen, sich also selbst den zur H_2S-oxydation nötigen Sauerstoff verschaffen. Diese Auffassung hätte den Vorzug, daß dann für das Bakteriopurpurin eine bestimmte Deutung gewonnen wäre; es wäre dem Chlorophyll an die Seite zu stellen. Ferner wäre die Notwendigkeit des Sonnenlichtes für die roten Schwefelbakterien aus dieser ihrer Assimilationstätigkeit direkt erklärt, während seine Bedeutung nach WINOGRADSKY eine indirekte wäre. Bewiesen ist aber ENGELMANNS Anschauung keineswegs, und auch heute noch bleiben die Einwände, die WINOGRADSKY 1888 machte, bestehen. Hoffentlich finden diese interessanten Fragen bald eine Bearbeitung und Entscheidung!

An die Schwefelbakterien glaubte WINOGRADSKY eine andere biologische Gruppe von Bakterien anschließen zu dürfen, die er unter dem Namen Eisenbakterien zusammenfaßte. Sie sollten Eisenoxydul zu Eisenoxyd verarbeiten und aus dieser Oxydation in derselben Weise Gewinn ziehen, wie die Schwefelbakterien aus der Verwertung des H_2S. Leider ist aber auf die erste kurze Mitteilung WINOGRADSKYS eine ausführliche Arbeit nicht gefolgt, und seine Resultate sind inzwischen von MOLISCH nicht bestätigt worden. So läßt sich also zur Zeit nichts Sicheres über die Eisenbakterien sagen. Für die Durchführung der Gesichtspunkte, die wir hier verfolgen, ist das indes nicht von Belang, denn keinesfalls kommt den Eisenbakterien eine solche Rolle in der Natur zu, wie den Schwefelbakterien. Diese arbeiten ja den höheren Pflanzen in die Hände, wenn sie den bei der Eiweißfäulnis gebildeten oder sonstwie entstandenen H_2S wieder in eine Form bringen, wie sie die grüne Pflanze zu ihrer Ernährung verlangt.

Wir haben am Schlusse der vorigen Vorlesung gesehen, daß bei der Eiweißfäulnis nicht nur der Schwefel in eine für die höhere Pflanze unbrauchbare Bindung gerät, sondern daß mit einem anderen, noch wichtigeren Element Aehnliches passiert. Wir sahen nämlich als Endprodukte der Fäulnis freien Stickstoff und Ammoniak auftreten; der Stickstoff aber ist gar nicht, das Ammoniak jedenfalls viel weniger als Nitrate zur Verwertung in der grünen Pflanze geeignet. Wir haben also jetzt die Frage aufzuwerfen, ob diese Stoffe, ähnlich wie der Schwefelwasserstoff, durch die Arbeit bestimmter Mikroorganismen Veränderungen erfahren, die sie tauglicher machen, und wir wollen dieser Frage zunächst für das Ammoniak näher treten; dabei wird es aber nützlich sein, hervorzuheben, daß nicht alles Ammoniak aus der Eiweißgärung hervorgeht, sondern daß auch noch andere mächtige Quellen für die Bildung dieses Stoffes existieren.

In der Pflanze kommt es freilich nur selten zur Bildung stickstoffhaltiger Abbauprodukte, die im Organismus keine Verwendung

mehr finden können (vgl. S. 242 NH_3-bildung bei Schimmelpilzen); dagegen scheiden die Tiere um so regelmäßiger Stickstoff aus, und vor allen Dingen der Urin enthält solchen sehr reichlich in Form von Harnstoff, Harnsäure und Hippursäure. Es ist aber schon lange bekannt, daß diese Stoffe für die autotrophen grünen Pflanzen meistens keine guten Stickstoffquellen sind; um so wichtiger ist also der Nachweis, daß sie im Boden in solche verwandelt werden können. Dabei sind wieder Mikroorganismen in maßgebender Weise beteiligt. Am bekanntesten ist die Umwandlung des Harnstoffes in kohlensaures Ammoniak, ein Vorgang, der häufig als „Harnstoffgärung" bezeichnet wird. Da er sich nach der Formel: $CO(NH_2)_2 + 2\,H_2O = CO_3(NH_4)_2$ abspielt, so handelt es sich einfach um eine Wasseraufnahme, ähnlich wie bei vielen Enzymwirkungen, doch ohne Spaltung. Will man den Begriff Gärung nur auf die Prozesse beschränken, die einen Energiegewinn liefern, so muß die Bildung des kohlensauren Ammoniaks von den Gärungen ausgeschieden werden. Wenn wir aber die S. 258 erwähnte Hypothese annehmen, dann kann man vielleicht auch hier von Gärung reden, denn aller Wahrscheinlichkeit nach liegt die Bedeutung des Prozesses für den wirksamen Organismus nur auf biologischem Gebiete. Man kann sich wenigstens vorstellen, daß die scharf alkalische Reaktion im selben Sinne, d. h. giftig, wirkt wie anderwärts die Säuren, der Alkohol, und daß durch sie viele Konkurrenten ausgeschlossen werden; Tatsache ist, daß sehr viele Pflanzen von kohlensaurem Ammoniak schon in kleinen Dosen schwer geschädigt werden. Jedenfalls ist eine andere Verwendung des gebildeten Ammoniaks nicht bekannt und nicht wahrscheinlich, und vor allen Dingen darf man nicht glauben, das Ammoniak entstehe hier aus dem Harnstoff in derselben Weise, wie es anderwärts bei reiner Peptonnahrung entsteht; denn der Harnstoff dient den Urobakterien gar nicht als C-quelle, sie können also mit ihm allein gar nicht auskommen (Beijerinck 1901); er kann nur ihren N-bedarf decken. In bezug auf den C-bedarf verhalten sich die einzelnen Formen verschieden: die bescheidensten Ansprüche machen solche Spezies, die mit Essigsäure oder Oxalsäure auskommen, diese bilden aber auch nur wenig kohlensaures Ammoniak; schon mehr Ammoniak lassen dann solche Formen entstehen, die in Weinsäure, noch mehr solche die in Aepfelsäure gedeihen; die stärkste Ammoniakbildung findet sich bei Urobacillus Pasteurii und Urococcus ureae, die Fleischbouillon als C-quelle beanspruchen, dann aber bei spurenweiser Einsaat 10—12 g Harnstoff in 100 g Flüssigkeit in wenigen Tagen vollständig zum Verschwinden bringen. Die nächste Ursache für die Bildung des Ammoniaks liegt in einem Enzym, der Urease, über deren Vorhandensein oder Fehlen viel gestritten worden ist. Neuerdings wird man nach den Befunden Beijerincks an ihrer Existenz nicht mehr zweifeln, denn dieser Forscher konnte zeigen, daß auch mit Chloroform getötete Bakterien ebenso auf den Harnstoff einwirken, wie lebende; er stellte aber auch fest, daß die Urease nicht aus den Zellen herausdiffundieren kann, so daß also die früheren Angaben über gelöste Urease auf einem Uebersehen kleiner Bakterien in den betreffenden Flüssigkeiten beruhen dürften. Aus der Harnsäure entsteht ebenfalls Ammoniak; das Schicksal der Hippursäure aber haben wir hier nicht zu verfolgen.

Das Ammoniak, einerlei wie es entstanden ist, wird nun — das ist schon früher besprochen worden — im Boden durch Absorption

festgehalten und erfährt dann — das wird uns jetzt beschäftigen — eine allmähliche Ueberführung in salpetrige und Salpetersäure. Dieser unter dem Namen Nitrifikation bekannte und überall im Ackerboden nachgewiesene Vorgang ist früher für eine einfache Oxydation durch anorganische Mittel gehalten worden. Die Beobachtungen von Schlössing und Muntz (1877—1879) über die Abhängigkeit der Nitrifikation von äußeren Umständen, vor allem ihre Beeinflussung durch die Temperatur und durch Anaesthetica, konnten dann aber nur unter der Annahme der Mitwirkung niederer Organismen erklärt werden. Von dieser Erkenntnis bis zur sicheren Isolierung der maßgebenden Bakterien war aber noch ein weiter und schwieriger Weg. Eine Menge von Autoren versuchte mit Hilfe der üblichen bakteriologischen Methoden (Nährgelatine) die Nitrobakterien aus dem Erdboden zu isolieren; nicht selten konnten sie so auch bestimmte Bakterien rein züchten, denen sie ein Nitrifikationsvermögen beischrieben. Allein die Nitrifikation bewegte sich dabei in so bescheidenen Grenzen, daß der Verdacht nicht zu unterdrücken war, es handle sich beim Auftreten der Nitratreaktion in den Kulturen weniger um eine bakterielle Tätigkeit, als um eine Absorption von Nitraten aus der Luft. Daß Nitrate in der Luft, besonders in Laboratorien, in reichlicher Menge vorhanden sind, und daß sie durch alkalische Flüssigkeiten sehr energisch absorbiert werden, ist ja bekannt (Baumann 1888).

Fortschritte auf diesem Gebiete haben die Arbeiten von Warington (1888) und Frankland (1889) gebracht; das Verdienst aber, die Physiologie der Nitrobakterien in ihren Fundamentalpunkten aufgeklärt und damit eine der wichtigsten Entdeckungen auf dem Gebiete der Physiologie gemacht zu haben, gebührt S. Winogradsky (1890, 1891), dessen Darstellungen wir im wesentlichen folgen wollen.

Durch die Erfahrungen, die dieser Forscher an den Schwefel- und Eisenbakterien gemacht hatte, war er in vortrefflicher Weise für das Studium der Nitrobakterien ausgerüstet. Er hatte dort höchst charakteristische physiologische Typen angetroffen, ausgezeichnet durch ihr vom Heer der übrigen Bakterien abweichendes Verhalten zu organischen Nährstoffen. Schon bei ihrem Studium hatten die Isolierungs- und Kulturmethoden der handwerksmäßigen Bakteriologie vollkommen versagt. Sollten nicht auch die Mißerfolge bei den Nitrobakterien dadurch veranlaßt sein, daß dieselben spezifische Ansprüche machen und nicht nach der Schablone behandelt werden können? —

Winogradsky ging von dem Gedanken aus, es könnten die Nitrobakterien vielleicht ebenso wie die Schwefelbakterien durch die sog. guten organischen Nährstoffe geschädigt werden, und deshalb versuchte er ihre Kultur zunächst einmal in einer Flüssigkeit, die neben den nötigen Mineralstoffen nur Kaliumtartrat als C-quelle und Chlorammonium zur Deckung des Stickstoffbedarfes und als Nitrifikationsmaterial enthielt. Wurde eine derartige Flüssigkeit mit kleinen Spuren einer Erde infiziert, in der notorisch in der Natur Nitrifikation stattfand, so blieb das gewünschte Resultat aus, auch nachdem allerlei Veränderungen in der Konzentration der Nährlösung etc. vorgenommen worden waren. Da aber schon die Beobachtungen von Heraeus (1886) die wenig günstige Wirkung organischer Substanzen ergeben hatten, so wurde fernerhin die bisherige Nährlösung ohne Kaliumtartrat verwendet. Der Erfolg war im höchsten Grade überraschend: es trat

sofort eine intensive Nitrifikation ein, und damit war der Weg für weitere Studien deutlich genug gewiesen. Nachdem sich noch die förderliche Wirkung eines Karbonates der Erdalkalien gezeigt hatte, wurde stets folgende Nährlösung verwendet:

Wasser des Zürichsees	1000 g
Ammoniumsulfat	1 „
Kaliumphosphat	1 „
Basisches Mg-karbonat	5—10 „

Wurden 100 cbcm dieser Lösung nach der Sterilisation mit einem minimalen Tröpfchen einer älteren gleichen Kultur geimpft, so trat im Laufe von wenigen Tagen eine starke Reaktion auf Salpeter ein, und in 14 Tagen war die ganze im Kölbchen enthaltene Ammoniakmenge verschwunden, während nicht geimpfte Kontrollösungen in der gleichen Zeit kaum eine Veränderung erkennen ließen. In einer solchen Kultur war nun aber noch eine ganze Menge von Bakterien und anderen Mikroorganismen anzutreffen, deren Zahl durch mehrfache Uebertragung in neue, gleichzusammengesetzte Nährlösung zwar abnahm, schließlich aber auf diesem Wege nicht mehr einzuschränken war. Es fanden sich in dem dünnen Schleier, der oben auf der Flüssigkeit sichtbar war, und in welchem Winogradsky die vermutlich sehr sauerstoffbegierigen Nitrifikationserreger suchte, noch fünf Organismen. Alle wurden einzeln untersucht, keines von ihnen war der Urheber der Nitrifikation. Dieser wurde aber schließlich an einer anderen Stelle der Kultur, nämlich auf dem aus Magnesiumkarbonat bestehenden Bodensatz, in Gestalt einer Bakterienzoogloea gefunden, die aus ursprünglich beweglichen und kurze Zeit in der Flüssigkeit schwärmenden, ovalen Bakterien hervorgeht. Noch immer hatte Winogradsky, nachdem die Bedeutung dieser Bakterie erkannt war, große Schwierigkeiten zu überwinden, bis ihm eine wirkliche Reinkultur gelungen war. Obwohl seine Studien in methodologischer Hinsicht ganz außerordentlich lehrreich sind, wollen wir doch nicht näher auf sie eingehen, vielmehr unseren Bericht auf die mit den Reinkulturen gewonnenen Resultate beschränken und wollen da zuerst die Nitrifikation, dann das eigenartige Verhalten in bezug auf die Ernährung mit Kohlenstoff besprechen.

Im Verlauf seiner Studien bemerkte Winogradsky bald, daß die Nitrifikation bedeutend gefördert wird, wenn man das Ammoniak stets nur in kleiner Menge zusetzt und sofort nach Verbrauch ersetzt. Dementsprechend gab er seinen Kulturen stets nur 0,04—0,1 g Ammonsulfat auf einmal zu und konnte dann schon in seiner zweiten Mitteilung über recht beträchtliche Nitrifikationsresultate berichten. Eine Kultur z. B. oxydierte in 37 Tagen 860 mg, eine andere in 30 Tagen 930 mg Ammonsulfat; das macht im Durchschnitt pro Tag 4,93 mg bezw. 6,6 mg nitrifizierten Stickstoffes. Was aber in diesen Kulturen auffiel, das war, daß nicht die ganze Menge des nitrifizierten Stickstoffs in Nitrat umgewandelt, sondern immer ein Teil, und zwar eine wechselnde Menge, in Nitrit übergeführt wurde. Auch die Franklands (1890) hatten in ihren Kulturen Nitritbildung beobachtet, während im Erdboden stets alles Ammoniak in Nitrat übergeführt wird. Winogradsky war anfangs geneigt, die Nitritbildung als eine Folge ungünstiger Kulturbedingungen zu betrachten und versuchte namentlich den Luftzutritt zu steigern, indem er größere aber flachere Flüssigkeitsschichten anwandte als bisher. In

der Tat erzielte er, als eine Kultur, die bisher pro Tag 9 mg N nitrifiziert hatte, eine mehr als 4mal vergrößerte Oberfläche erhielt, eine sehr bedeutende Zunahme der Nitrifikation auf 22,7 mg N pro Tag. Im übrigen aber trat der erwartete Effekt durchaus nicht ein, denn statt einer Abnahme trat sogar eine Zunahme der Nitrite ein. Somit mußte die Ursache der Nitrat- bezw. Nitritbildung eine tiefere sein, und es gelang Winogradsky bald festzustellen, daß immer zuerst die Bildung des Nitrites eintritt und meist erst nach dem Verschwinden des Ammoniakes die weitere Oxydation der Nitrites zu Nitrat erfolgt.

Nun war die Frage zu beantworten, ist es ein und derselbe Organismus, der die Nitrit- und die Nitratbildung besorgt, etwa so, wie nach manchen Autoren die Essigbakterien zunächst den Alkohol in Essigsäure überführen, um dann später auch noch die Essigsäure weiter zu veratmen, oder ist ein bestimmter Organismus der Nitritbildner, ein anderer der Nitratbildner?

Daß die letztere Möglichkeit realisiert sei, wurde schon durch gewisse Erfahrungen wahrscheinlich; wenn nämlich im Stadium der lebhaftesten Nitritbildung aus einer Kultur Tochterkulturen angelegt wurden, so fand in diesen nur Nitritbildung statt. Möglich war freilich, daß der Organismus sich verändert und die Fähigkeit Nitrat zu bilden verloren hatte; wahrscheinlicher dagegen, daß ein glücklicher Zufall nur den Nitritbildner in die neue Kultur gebracht hatte, und daß also in den bisherigen Versuchen mindestens noch zwei Organismen nebeneinander gewirkt hatten, deren kombinierter Aktion die Ueberführung des Ammoniaks in Nitrat zu verdanken wäre. Im Verlauf seiner Studien hat nun Winogradsky wirklich den Beweis erbracht, daß es zweierlei Nitrobakterien gibt, solche die nur als Nitritbildner, andere die nur als Nitratbildner funktionieren. Beide halten an ihrer spezifischen Tätigkeit dauernd fest und bedürfen zu deren Ausübung, die einen Ammoniak, die anderen Nitrit; irgendwelche andere stickstoffhaltige Substanzen wie Harnstoff, Asparagin, Eiweiß etc. (Omelianski 1899) können absolut nicht nitrifiziert werden, und der Nitratbildner kann auch z. B. weder phosphorige noch schweflige Säure oxydieren (Omelianski 1902).

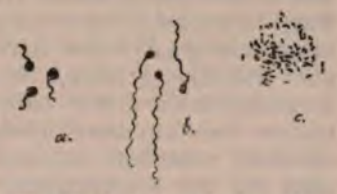


Fig. 40. Salpeterbakterien. *a* Nitritbakterien von Zürich. *b* Nitritbakterien von Java. *c* Nitratbakterien von Quito. Vergr. 1000. Aus Fischer, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl.

Was die Morphologie dieser Organismen betrifft (Winogradsky 1892), so wollen wir uns mit einigen wenigen Bemerkungen begnügen. Der Nitritbildner ist in allen europäischen Ländern anscheinend derselbe, ein ovales, wie schon bemerkt, zeitweise bewegliches Bakterium (Fig. 40a). Ihm stehen die aus Java und anderen außereuropäischen Ländern gewonnenen Formen recht nahe (Fig. 40b); nur in Amerika wurden auch andere, von Kokkenform gefunden. Die Nitratbakterien bilden, soweit sie studiert worden sind, dünne Stäbchen (Fig. 40c).

Die Nitrit- und die Nitratbildner machen in bezug auf die Stickstoff-Verbindung, die sie oxydieren können, wie wir gesehen haben, ganz verschiedene Ansprüche; bezüglich des Kohlenstoffes verhalten sie sich ganz gleich. Beide verlangen nicht nur keinen organisch gebundenen

Kohlenstoff, sondern sie werden sogar von solchem geschädigt. Aus welcher Verbindung decken sie also ihren C-bedarf? — das ist die wichtige Frage, der wir uns jetzt zuwenden. An seine ersten Versuche, in denen einfache Minerallösungen ohne organische Zutaten zur Verwendung kamen, schloß Winogradsky bald solche an, in denen alle verwendeten Materialien, Kulturgefäße wie Kulturflüssigkeiten, auf das sorgfältigste von organischen Verunreinigungen befreit waren, und in denen auch das Eindringen solcher Stoffe aus der Luft verhindert wurde. Die Nitrobakterien oxydierten in diesen Lösungen den Stickstoff und wuchsen so beträchtlich, daß die Zunahme ihrer organischen Substanz direkt quantitativ bestimmt werden konnte. So fand Winogradsky in vier Kulturen im Laufe von etwa 3 Monaten die folgenden Mengen von organisch gebundenem C in Milligramm:

Nr. 11	Nr. 12	Nr. 26	Nr. 30
19,7	15,2	26,4	22,4

Die bei der Impfung mit Nitrobakterien eingeführte Quantität organischen Kohlenstoffes war unmeßbar klein, die ganze angeführte Menge ist demnach in der Kultur entstanden.

So ist also eine zwar sehr geringe, aber doch absolut sicher konstatierte Zunahme der organischen Substanz erfolgt, die nur auf Kosten der Kohlensäure entstanden sein kann. Und als Quelle der Kohlensäure kommt einmal die Kohlensäure der Luft, andrerseits auch das Karbonat der Nährlösung in Betracht. Wie Godlewski (1895) nachweisen konnte, genügt aber das letztere jedenfalls nicht, und die Nitrifikation kommt nicht in Gang, wenn die Kohlensäure der Luft ausgeschlossen wird. An die Ausnutzung der Karbonate als CO_2-quelle wäre übrigens auch nur beim Nitritbildner zu denken, da die auftretende salpetrige Säure naturgemäß das Karbonat zersetzen muß; bei weiterer Oxydation des Nitrites aber würde ohnedies keine Kohlensäure frei.

Die quantitativen Analysen Winogradskys haben also bewiesen, was schon von Heraeus (1886) und Hüppe (1887) behauptet worden war, daß die Nitrobakterien imstande sind, aus Kohlensäure organische Substanz aufzubauen; sie sind also so gut wie die grünen, chlorophyllführenden Pflanzen autotrophe Organismen. Wir haben früher gesehen, daß die Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure notwendigerweise mit einem Energieaufwand verknüpft ist, und daß das Sonnenlicht der grünen Pflanze eben die zur C-assimilation nötige Energie liefert. Anders bei den Nitrobakterien: sie assimilieren die Kohlensäure auch in konstanter Finsternis, wenn ihnen nur Ammoniak bezw. Nitrit zur Verfügung steht, die sie mit Hilfe des Sauerstoffes oxydieren können. Es leuchtet ein, daß die bei der Oxydation des Ammoniaks gewonnene Energie hier die Stelle der Lichtenergie bei den grünen Pflanzen einnimmt, und darum ist auch begreiflich, daß Winogradsky ein ganz bestimmtes Verhältnis zwischen der gebildeten organischen Substanz und dem verbrannten Ammoniak auffand: im Mittel mußte nämlich zum Aufbau von 1 mg organisch gebundenem Kohlenstoff 35,4 mg Stickstoff verbrannt werden. Die einzelnen Bestimmungen weichen nur wenig vom Mittel ab:

N oxydiert:	722,0	506,1	928,3	815,4
C assimiliert:	19,7	15,2	26,4	22,4
Verhältnis:	36,6	33,3	35,2	36,4

Diese Angaben Winogradskys datieren noch aus der Zeit, als er die Verschiedenheiten der Nitrit- und Nitratbildner nicht kannte, sie beziehen sich also auf deren Gesamttätigkeit. Sie würden wahrscheinlich erheblich modifiziert, wenn mit Reinkulturen der einen oder der anderen operiert würde. Denn tatsächlich zeigen dieselben in Beziehung auf ihre Fähigkeit, den Stickstoff zu oxydieren, sehr große Differenzen. In einer Nitritbildnerkultur stieg die Menge des täglich oxydierten Stickstoffes von 3,0 mg am 5. Tag allmählich auf 20 mg nach 4 Wochen, während der energischste Nitratbildner selbst nach 6 Wochen nicht mehr als 10 mg N pro Tag zu oxydieren vermochte. So ist es sehr natürlich, daß nicht nur die Oxydations-, sondern auch die Assimilationsenergie beider Formen eine ganz verschiedene ist.

Doch dies aufzuklären, wird Aufgabe weiterer Forschung sein, die überhaupt auf diesem ganzen Gebiete noch viel zu leisten hat. So sind wir z. B. noch gänzlich im unklaren darüber, wie die C-assimilation vor sich geht, welches das erste Assimilationsprodukt ist. Es ist ja nicht nötig, daß der Prozeß sich in der gleichen Weise vollzieht wie bei den grünen Pflanzen, d. h. daß die CO_2 unter Abspaltung von O_2 verarbeitet wird. Winogradsky glaubte sogar ein entscheidendes Argument gegen diese Möglichkeit zu haben. Er sagte sich, wenn bei der Assimilation Sauerstoff frei würde, so müßte derselbe die Nitrifikation unterhalten können, gerade so gut wie die Atmung der grünen Pflanze durch den bei der Assimilation frei werdenden Sauerstoff ermöglicht wird. Dabei berücksichtigt aber Winogradsky nicht das quantitative Verhältnis zwischen N-oxydation und C-assimilation bei den Nitrobakterien, das ja total anders ausfällt als das Verhältnis zwischen Atmung und Assimilation bei der grünen Pflanze; bei den Nitrobakterien würde der im Assimilationsprozeß gebildete Sauerstoff bei weitem nicht zur Deckung der Nitrifikation ausreichen, bei einer grünen Pflanze dagegen liefert die Assimilation viel mehr Sauerstoff als in der Atmung verbraucht werden kann. Also möglich wäre auch bei den Nitrobakterien die Abspaltung des Sauerstoffs aus der Kohlensäure und die Bildung von Kohlehydraten; es könnte sich aber auch (nach Winogradsky) aus der Vereinigung von CO_2 und NH_3 direkt Harnstoff bilden, und aus diesem könnten die weiteren organischen Substanzen der Nitrobakterien entstehen. Das Verhalten der Nitrobakterien zu Harnstoff spricht aber nicht für diese Hypothese.

Als eine zweite wichtige, noch zu erledigende Frage, wäre die Atmung zu nennen. Begnügen sich die Nitrobakterien mit der Oxydation von NH_3 bezw. HNO_2, oder opfern sie auch von dem in eigener Arbeit erzeugten organischen Material? Diese Frage wird wohl nicht leicht zu entscheiden sein, sie ist aber von Interesse wegen unserer Gesamtauffassung der Atmung; ist ja doch von Pflüger-Detmer (vgl. S. 247) die Vermutung aufgestellt worden, daß die Atmung ihren Sitz im Protoplasma habe, daß Protoplasma verbrennen müsse und durch die Reservestoffe wieder regeneriert werde. Durch Kohlehydrate kann diese Regeneration vollzogen werden, nicht aber durch Ammoniak. Wenn es gelänge, nachzuweisen, daß die Nitrobakterien gar keine organische Substanz veratmen, dann wäre diese Pflüger'sche Hypothese definitiv erledigt; aber es wird kaum möglich sein, diesen Nachweis zu erbringen. Vielleicht läßt er sich aber bei anderen Organismen führen oder ist sogar schon geführt. —

Wenn wir jetzt. nach Besprechung der Nitrobakterien, zurück-

blicken auf die Verhältnisse, die wir bei den farblosen Schwefelbakterien angetroffen haben, so erscheinen uns diese in einem ganz neuen Licht. Nicht nur die vollkommene Analogie zwischen der Veratmung von NH_3 einerseits und von SH_2 andrerseits springt in die Augen, sondern auch der schlechte Erfolg organischer Nährstoffe bei Beggiatoa gibt zu denken. Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich (Winogradsky, 1890, S. 275), daß auch die Schwefelbakterien und ebenso die Eisenbakterien autotrophe Organismen sind, und daß sie bei vollkommenem Ausschluß organischer Nährstoffe noch besser gedeihen als mit den ihnen gebotenen „schlechten" Nährstoffen. Man muß sich nur wundern, daß dieser Versuch nicht schon längst ausgeführt ist. Dann würde aber auch bei den Eisen- und Schwefelbakterien die Energie, die bei der Oxydation der anorganischen Stoffe gewonnen wird, vielleicht nur zur Assimilation des Kohlenstoffes verwendet, und gerade wie bei den Nitrobakterien müßten wir fragen, ob nicht auch noch eine Veratmung organischer Substanz bei ihnen stattfinde.

Nun liegt aber aus neuester Zeit eine Veröffentlichung von Nathansohn (1902) über eine neue Gruppe von Schwefelbakterien vor. Es fehlen freilich noch alle Mitteilungen über das Aussehen dieser Formen, und auch die Angaben über ihr physiologisches Verhalten bedürfen noch durchaus der Bestätigung. Wegen ihrer großen Wichtigkeit wollen wir schon jetzt einige Bemerkungen über diese Bakterien hier anfügen und eine Bestätigung Nathansohns nicht erst abwarten. Sie oxydieren nicht Schwefelwasserstoff, sondern Thiosulfat, und sie bilden daraus Schwefelsäure und Tetrathionsäure. Sie sind ferner nicht wie die Nitrobakterien und Beggiatoen gegen Zugabe von organischem Material empfindlich, und das ermöglicht festzustellen, daß sie durchaus nicht imstande sind, organische Substanz, z. B. Zucker, zu oxydieren; sie bilden also keine Kohlensäure und haben keine normale Atmung. Dagegen ist Kohlensäure für sie ein unentbehrlicher Nährstoff, denn sie stellen aus dieser ihre organische Substanz her. Wenn also Nathansohns Versuche richtig sind, so ist mit ihnen tatsächlich der Beweis geliefert, daß es Organismen gibt, die nur anorganisches Material veratmen.

Doch kehren wir wieder zu den Nitrobakterien zurück!

Die Bildung organischer Substanz aus Kohlensäure ist nicht der letzte Punkt, der uns an ihnen interessiert. Von Wichtigkeit ist auch ihr Verhalten zu solchen organischen Substanzen, die ihnen von außen geboten werden. Wie besprochen, hinderte schon Kaliumtartrat und Gelatine in Winogradskys Versuchen das Gedeihen dieser Mikroben. Erst vor kurzem hat dann Winogradsky mit Omelianski (1899) in eingehenderer Weise die Wirkung organischer Substanzen untersucht; seine Resultate sind in folgender Tabelle zusammengefaßt:

	Nitritbildner		Nitratbildner	
Glykose	0,025—0,05	0,2	0,05	0,2—0,3
Pepton	0,025	0,2	0,8	1,25
Asparagin	0,025	0,3	0,005	0,5—1,0
Glycerin	> 0,2	—	0,05	> 1,0
Harnstoff	> 0,2	—	0,5	> 1,0
Essigs. Natrium	0,5	> 1,5	1,5	3,0
Buttersaures Natrium	0,5	> 1,5	0,5	1,0
Fleischbrühe	10,0	20—40	10,0	60,0
Ammoniak	—	—	0,0005	0,015

In jeder ersten Kolumne sind die schwächsten Dosen (in Proz.) angegeben, die die Entwicklung schon aufheben, in jeder zweiten

Kolumne die Dosen, die entwicklungshemmend wirken. Das Zeichen > bedeutet: „mehr", aber vermutlich nicht viel mehr als die folgende Dose.

Aus dieser Tabelle kann man mehrere wichtige Tatsachen entnehmen:

1. Die organischen Substanzen sind durchaus nicht gleichgültig für die Nitrobakterien, sondern sie wirken geradezu als Antiseptica. Ihre antiseptische Wirkung steht vielfach derjenigen von Karbolsäure, Salicylsäure etc. für die gewöhnlichen Bakterien nicht nach. Die Nitrobakterien sind also viel extremer autotroph als die grünen Pflanzen; denn die letzteren sind doch wenigstens fakultativ heterotroph, sie können mit von außen zugeführter organischer Substanz wirtschaften. Man sollte freilich glauben, daß ähnliches auch bei den Nitrobakterien erreichbar sei, wenn einmal ihr erstes Assimilationsprodukt bekannt ist.

2. Gerade die Stoffe, die für die gemeinen Bakterien oder überhaupt für die gewöhnlichen Heterotrophen als beste Nährstoffe bekannt sind, hemmen die Nitrifikation am meisten.

3. Das Nitritbakterium ist viel empfindlicher gegen organische Substanzen, als das Nitratbakterium. Umgekehrt ist der Nitratbildner von einer geradezu erstaunlichen Empfindlichkeit gegen Ammoniak; Ammoniak wirkt stärker antiseptisch auf ihn als Sublimat auf andere Organismen.

Alle diese Tatsachen sind aber nicht nur deshalb von Bedeutung, weil sie uns die erstaunlichen Verschiedenheiten und Anpassungen aufdecken, die in der Organismenwelt bestehen, sondern auch weil sie uns den Verlauf der Nitrifikation in der Natur verständlich machen. Die Empfindlichkeit des Nitritmikroben gegen organische Substanzen muß es mit sich bringen, daß seine Entwicklung erst beginnen kann, wenn alle in einen Boden eingeführte organische Substanzen (tote Tiere, tote Pflanzen, Exkremente etc.) durch die gemeinen Gärungsorganismen völlig zersetzt sind, so daß ihr C in CO_2, ihr N in NH_3 (bezw. N) übergeführt ist. Das Nitratmikrobium ist zwar gegen organische Substanz weniger empfindlich, aber es wird ja schon durch Ammoniak an der Entwicklung verhindert, kann also erst nach der Wirksamkeit des Nitritbildners vegetieren. Es frägt sich nun, ob diese scharfe zeitliche Abtrennung der Nitrifikation von der Gärung bezw. Fäulnis eine Bedeutung für die organische Natur besitzt. Die Frage ist unbedingt zu bejahen. Viele von den gewöhnlichsten Gärungserregern haben nämlich die Fähigkeit, den Salpeter zu reduzieren, wobei nicht nur Nitrit, sondern vor allen Dingen auch freier Stickstoff in großer Menge gebildet wird. Setzte die Nitrifikation vor völliger Beendigung der Gärung ein, so würden die auftretenden Nitrate, anstatt den grünen Pflanzen zugute zu kommen, von den Gärungsorganismen denitrifiziert. Ein solche Denitrifikation findet nun tatsächlich unter Umständen statt; mit der dabei zutage tretenden Stickstoffentbindung soll sich aber erst die nächste Vorlesung beschäftigen. Dort werden wir dann auch Gelegenheit finden, die Bindung freien Stickstoffes durch Organismen an die Besprechung seiner Bildung anzuknüpfen.

An dieser Stelle sei nur noch hervorgehoben, daß die Nitrobakterien nicht bloß im Ackerboden ihre Tätigkeit entfalten, wo ihnen

durch die Düngung Ammoniak geliefert wird, sondern daß sie sich auch auf nacktem kalkhaltigem Gestein ansiedeln und die Spuren von Ammoniak ausnutzen, die ihnen der Regen zuführt. Sie zersetzen dann den Kalk und machen den Felsboden auch dadurch, nicht nur durch die Salpeterbildung, für höhere Pflanzen zugänglich.

Literatur zu Vorlesung 18.

Baumann. 1888. Landw. Versuchsstat. **35**, 217.
Beijerinck. 1895. Centralbl. Bakt. II, **1**, 1.
— 1900. Centralbl. Bakt. II, **6**, 193.
— 1901. Centralbl. Bakt. II, **7**, 33.
Engelmann, Th. W. 1888. Pflügers Archiv **42**, 183.
Frankland, G. and P. 1889. Zeitschr. f. Hygiene **6**, 373.
— 1890. Phil. Transactions Roy. Soc. B. **181**, 107.
Godlewski. 1895. Anzeiger d. Akad. Krakau.
Hераeus. 1886. Zeitschr. f. Hygiene **1**, 193.
Hoppe-Seyler. 1886. Z. f. phys. Chem. **10**, 201.
Hüppe. 1887. Biolog. Centralbl. **7**, 701.
Molisch. 1892. Die Pflanze und ihre Beziehungen zum Eisen. Jena.
Nathansohn. 1902. Mitt. d. zoolog. Station Neapel **15**, 655.
Omelianski. 1899. Centralbl. Bakt. II, **5**, 473.
— 1902. Centralbl. Bakt. II, **9**, 63.
Schlösing et Muntz. 1877—79. Compt. rend. Paris **84**, 301; **85**, 1018; **86**, 892; **89**, 891, 1074.
Warington. 1888. Cbl. Bakt. **6**, 498.
Winogradsky. 1887. Ueber Schwefelbakterien Bot. Ztg. **45**, 493.
— 1888a. Botan. Zeitung **46**, 261.
— 1888b. Beitr. z. Morphologie und Physiologie der Bakterien I: Schwefelbakterien. Leipzig.
— 1890—91. Recherches sur les organismes de la nitrification. Annales Institut Pasteur. 1890: Mitt. I: **4**, 213—231; Mitt. II: **4**, 257—275; Mitt. III: **4**, 760—771; 1891: Mitt. IV: **5**, 92—100; Mitt. V: **5**, 577—616.
— 1892. Contrib. à la morphologie des organismes de la nitrification (Archives d. sc. biolog. St. Petersburg **1**).
Winogradsky u. Omelianski. 1899. Centralbl. Bakt. II, **5**, 329.

Vorlesung 19.

Denitrifikation und Stickstoffbindung. Symbiose und Metabiose. Kreislauf des Kohlenstoffes und des Stickstoffes.

Schon mehrfach sind wir auf die Frage nach dem Kreislauf des Stickstoffes in der Organismenwelt gestoßen. Wir haben in der 11. Vorlesung konstatiert, daß die grüne Pflanze in erster Linie auf Salpetersäure reflektiert und aus dieser Eiweiß aufbaut; bei ihrem Absterben fällt das Eiweiß den Mikroorganismen anheim, die es (Vorl. 17) so spalten, daß sein N schließlich der Hauptsache nach in Ammoniak übergeführt wird. Ist dann durch die kombinierte Tätigkeit der Nitrat- und Nitritbakterien das Ammoniak in Salpetersäure verwandelt, so ist der Kreislauf vollendet, der Stickstoff befindet sich wieder in der Form, die für grüne Organismen am

zuträglichsten ist. So einfach gestaltet sich indes der Kreislauf nicht bei der Gesamtmenge des Stickstoffes; eine Komplikation tritt dadurch ein, daß in verschiedenen Prozessen die Bildung gasförmigen Stickstoffes, in anderen die Ueberführung von freiem in gebundenem Stickstoff beobachtet werden konnte. Auf diese Vorgänge wurde auch schon bei früheren Gelegenheiten hingewiesen, und einige von ihnen sollen jetzt noch etwas eingehender besprochen werden.

Daß freier Stickstoff bei der Eiweißzersetzung neben Ammoniak auftreten kann, wissen wir schon (S. 266). Die Bedingungen, unter denen das geschieht, sind noch sehr wenig genau präzisiert. Dagegen hat man einem anderen Prozesse, der sog. Denitrifikation, eine große Aufmerksamkeit geschenkt. Trotz einer sehr umfangreichen Literatur (vgl. Lemmermann 1901) ist aber auch die Lehre von der Denitrifikation in wichtigen Punkten noch unklar. Man kann von Denitrifikation sprechen, wenn Nitrat in Nitrit, Nitrit in Ammoniak oder schließlich Nitrat bezw. Nitrit in freien Stickstoff übergeführt wird. Da wir die Nitrifikation, die Ueberführung von Ammoniak in Salpetersäure als eine Energiequelle für die Organismen kennen gelernt haben, so ist damit schon gesagt, daß der umgekehrte Prozeß nur unter Aufwand von Energie vor sich gehen kann, und das wird auch bei der Bildung freien Stickstoffes aus Nitrat oder Nitrit der Fall sein. Die Denitrifikation kann daher offenbar nicht an die Gärungen angereiht werden, deren Bedeutung im Energiegewinn liegt. Eine gewisse Beziehung zur Gärung oder, genauer gesagt, zur Atmung ist aber vielleicht doch in der Nitrifikation zu entdecken. Nach Jensen (1898, 1899) findet Denitrifikation nur bei Sauerstoffmangel statt und die denitrifizierenden Bakterien sollen bei Gegenwart von Nitraten anaerob, ohne solche dagegen streng aerob sein. Dann läge die Bedeutung der Denitrifikation lediglich in dem Gewinn von Atmungssauerstoff aus den Nitraten, und eine solche Ansicht ließe sich auch durch eine Beobachtung Maassens (1901) stützen, wonach sauerstoffreiche Körper, wie z. B. Chlorate, die Salpeterzersetzung hemmen sollen. Vermutlich treten dann diese Chlorate an Stelle der Nitrate, und wird ihnen der Sauerstoff entzogen, so daß sie gewissermaßen die Nitrate schützen. Nun ist aber von verschiedenen Forschern konstatiert worden, daß eine Denitrifikation auch bei Sauerstoffzufuhr möglich ist, und diese Tatsache scheint zunächst der eben entwickelten Auffassung des Vorganges nicht günstig zu sein. Wenn wir uns aber daran erinnern, daß die Hefe auch bei guter Sauerstoffzufuhr die Alkoholbildung nicht aufgibt, so werden wir wohl die Möglichkeit zugeben müssen, daß es Bakterien geben kann, die gewohnheitsmäßig den Sauerstoff aus gewissen N-verbindungen selbst dann abspalten, wenn er ihnen in freiem Zustande zur Verfügung steht. Aus den Untersuchungen von Maassen geht auch schon hervor, daß gewisse Bakterien spezifische Denitrifikationsbakterien sind, d. h. eben stets denitrifizieren, während andere nur unter bestimmten äußeren Umständen eine solche Tätigkeit entfalten; die Zahl der ersteren ist offenbar eine beschränkte, während die Befähigung zur gelegentlichen Denitrifikation eine ganz weit verbreitete zu sein scheint.

Das größte Interesse an einem gründlichen Studium der Denitrifikation hat natürlich die Landwirtschaft. Im landwirtschaftlichen Betrieb werden ja, wie wir schon bei früherer Gelegenheit ausführten,

dem Acker mit der Ernte große Mengen von Stickstoff entzogen, und eine Stickstoffdüngung gehört deshalb mit zu den notwendigsten Bedingungen des Gedeihens der landwirtschaftlichen Gewächse. Wird diese nun z. B. in Form von Salpeter gegeben, so muß dessen Denitrifikation auf das sorgfältigste vermieden werden. Doch es ist nicht unsere Aufgabe, hier näher auf Fragen dieser Art einzugehen; wir wollen nur bemerken, daß es um die Landwirtschaft schlimm bestellt wäre, wenn es in der Natur keine Vorgänge gäbe, die zur Kompensation der Denitrifikation führen. Die Rückbildung von Salpetersäure aus Ammoniak und Nitrit haben wir in der vorigen Vorlesung kennen gelernt; aber auch der freie Stickstoff der Luft, den man wegen seiner chemischen Trägheit als für die Organismen verloren ansah (vgl. z. B. Bunge 1889), ist keineswegs aus dem Stoffkreislauf der lebenden Wesen ausgeschlossen. Die Bindung freien Stickstoffes ist mit Sicherheit nachgewiesen, und sie ist in praktischer wie in theoretischer Hinsicht ein Vorgang von größter Bedeutung.

Vor kurzem erst hat J. Kühn (1901) einen sehr interessanten Beleg für die Stickstoffbindung in der Ackererde beigebracht. Er konnte auf einem bestimmten Felde bei 20 Jahre lang fortgesetzter Aussaat von Winterroggen *ohne Stickstoffdüngung* doch dauernd günstige, ja sogar steigende Ernten erzielten. Das beweist aber, daß jährlich mehr Stickstoff im Boden gebunden als durch die Ernte entfernt wurde; und da der *Roggen* zu einer solchen Stickstoffbindung nicht befähigt ist, da ferner der mit den Niederschlägen dem Boden zukommende gebundene N auch nicht annähernd den Verlust durch die Ernte deckt (vgl. S. 165), so muß notwendigerweise im *Boden* atmosphärischer Stickstoff gebunden werden. Wir verdanken wieder S. Winogradsky die gründlichsten Aufklärungen über die Rolle, welche gewisse Bakterien bei diesem Prozesse spielen, nachdem schon durch Berthelot (1892) festgestellt war, daß die N-bindung eine Leistung von Bakterien sein müsse.

Winogradsky (1895) benutzte die Erfahrungen, die er bei der Kultur von Schwefel und Nitrobakterien gemacht hatte, und begann seine Studien über den Stickstoff bindenden Organismus, indem er eine Nährlösung verwendete, die neben Dextrose die üblichen Nährsalze enthielt, aber völlig frei von allen Stickstoffverbindungen war. Er hoffte bei dieser „elektiven Kultur" dem gesuchten Organismus alle Bedingungen zu seinem Fortkommen zu bieten und ihn so zu isolieren, da die gewöhnlichen Bodenbakterien, die ohne gebundenen Stickstoff nicht wachsen können, ausgeschlossen waren. Seine Erwartungen wurden auch nicht getäuscht. Nachdem die Kulturflüssigkeit in niedriger Schicht in Gläser gebracht und mit etwas Ackererde geimpft war, zeigte sich bald der Beginn einer lebhaften Buttersäuregärung, und es traten rundlich-höckrige Bakterienzoogloeen auf. Wurde die gebildete Säure neutralisiert, so ging die Gärung ohne Abschwächung weiter, bis der ganze Zucker aufgebraucht war. Daß dabei, abgesehen von den Gärprodukten, die Flüssigkeit eine wesentliche Veränderung erfahren hatte, das zeigte sich daran, daß nach vollendeter Gärung zunächst Schimmelpilze auf den Bakterienzoogloeen auftraten, und daß sich schließlich, nachdem die Schimmel die Buttersäure verzehrt hatten, auch grüne Algen einstellten. Alle diese Organismen waren anfangs in der Flüssigkeit nicht existenztähig, weil es an gebundenem Stickstoff fehlte; ihr Auftreten nach der Gärung machte daher schon die

Gegenwart von gebundenem Stickstoff wahrscheinlich, und die chemische Analyse stellte sie sicher.

Die mikroskopische Untersuchung der Zoogloeen ergab nun 2 Fadenbakterien und ein Clostridium (d. h. ein Bakterium, das bei der Sporenbildung spindelförmig anschwillt). Leicht gelang es, die Fadenbakterien zu isolieren und zu kultivieren, denn sie zeigten sich als gewöhnliche Saprophyten, die freilich in Beziehung auf Stickstoff außerordentlich geringe Ansprüche machen, aber durchaus nicht imstande sind, selbst Stickstoff zu binden; auch sind sie nicht die Ursache der Buttersäuregärung. So konzentrierte sich das Interesse auf die dritte Form, das Clostridium Pasteurianum, das morphologisch den früher besprochenen Buttersäurebakterien an die Seite zu stellen ist, mit ihnen auch die Buttersäuregärung gemein hat, aber sich sehr wesentlich durch sein Verhalten zum Stickstoff von ihnen unterscheidet. Die Isolierung dieses Clostridium machte aber sehr große Schwierigkeiten und gelang erst, als man es im luftleerem Raum auf Karotten aussäete. Wurde es aber in Reinkultur von diesem Substrat wieder in die ursprüngliche stickstofffreie Nährlösung gesetzt, so blieb Gärung und Stickstoffbindung zunächst aus. Beide aber traten sofort ein, wenn Winogradsky die zwei in der Zoogloea mit dem Clostridium vereinigten Bakterien beigab, oder wenn er den Sauerstoffzutritt ausschloß. Damit war die Bedeutung der drei Bakterien erkannt. Einzig und allein das Clostridium Pasteurianum vermag Stickstoff zu binden. Es ist eine streng anaerobe Form und kann deshalb in Reinkultur nur bei Sauerstoffabschluß gedeihen. In der Natur aber kann es auch in den durchlüfteten oberen Partien des Ackerbodens leben, wenn die beiden anderen mit ihm vergesellschafteten Bakterien es vor der Wirkung des Sauerstoffes schützen. Dabei haben diese beiden Bakterien keine spezifische Funktion zu erfüllen, sie können durch beliebige andere, sauerstoff-verzehrende Organismen, also z. B. durch Schimmelpilze ersetzt werden. Doch wird nicht jeder beliebige Organismus in gleicher Weise geeignet sein, eine solche schützende Rolle zu spielen. Vor allem muß der schützende Organismus zuerst in dem Kulturmedium mit seiner Tätigkeit beginnen, er muß zunächst einmal den Sauerstoff verzehren, dann erst kann Clostridium mit der Stickstoffbindung einsetzen; für den Anfang also muß der schützende Organismus gebundenen Stickstoff in der Nährlösung vorfinden, späterhin sorgt dann das Clostridium in dieser Hinsicht für ihn. Dann leuchtet aber ein, daß Organismen, welche sehr geringe Anforderungen an gebundenen Stickstoff stellen, die günstigsten Begleiter für das Clostridium sind. Das trifft denn auch für die beiden Bakterien der Zoogloea zu, ihnen genügt die Spur von Stickstoff, die als Verunreinigung der benutzten Reagentien nicht vollkommen zu vermeiden ist, doch konnte Winogradsky zeigen, daß eine anfängliche kleine Zugabe von Ammoniak

Fig. 41. Clostridium Pasteurianum. *1.* Vegetative Stäbchen. *2.* Sporenhaltige Spindelstäbchen. *3.* Aufgerissene Spindelstäbchen mit Sporen. *4.* Keimende Sporen. (Nach Winogradsky.) Aus Fischer, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl.

oder Salpetersäure die Gärung und die Stickstoffbindung viel rascher in Zug kommen lässt.

Unter Benutzung seiner bisherigen Erfahrungen hat dann Winogradsky das Clostridium Pasteurianum ein zweites Mal viel schneller und sicherer in folgender Weise isoliert. Er brachte eine Spur Gartenerde in die stickstofffreie Nährlösung und ließ dieselbe von einem Strom von Stickstoff durchfließen. Ein Tropfen dieser Lösung wurde nach einiger Zeit in eine identische frische Nährlösung übertragen, und dieser Prozeß mehrfach wiederholt. Die letzte Kultur wurde, nachdem das Clostridium Sporen gebildet hatte, auf 80° erwärmt, um alle etwa noch vorhandenen Beimengungen zu töten. Das Resultat war dann in der Tat ein reines Sporenmaterial von Clostridium.

In welcher Weise nun aber die hier stattfindende Stickstoffassimilation sich vollzieht, das ist noch ganz unbekannt. Wir kennen weder die ersten noch die letzten Assimilationsprodukte, wir wissen nicht, ob Ammoniak gebildet und weiter verarbeitet wird, oder ob sofort eine komplizierte N-haltige Substanz, etwa Eiweiß, entsteht. Die einzige diesbezügliche Angabe bei Winogradsky lautet, daß der Stickstoff der Hauptsache nach in unlöslicher organischer Form und nur in geringer Menge als lösliche, auch in der Nährlösung auftretende Verbindung zu finden sei. Die letztere, die vielleicht nur beim Tode der Clostridiumzellen frei wird, dient dann den anderen Organismen, insbesondere den zwei begleitenden Bakterien als Nahrung.

Clostridium Pasteurianum ist also ein Anaerobiont. Es vergärt Rohrzucker, Dextrose, Laevulose und einige andere Kohlehydrate; es kann aber Stärke, Cellulose, Milchzucker und höhere Alkohole nicht ausnutzen. Als Gärprodukte treten Buttersäure und Essigsäure einerseits (ca. 45 Proz. des Zuckers), Kohlensäure und Wasserstoff andrerseits (55 Proz. des Zuckers) auf (Winogradsky 1902). Die Gärung dient als Energiequelle, insbesondere auch zur Bindung des atmosphärischen Stickstoffes, und so kann man sich nicht wundern, daß es Winogradsky gelang, ganz bestimmte zahlenmäßige Beziehungen zwischen Zuckerverbrauch und Stickstoffgewinn festzustellen; es wird nämlich 1 g Zucker vergoren auf 2,5—3 mmg gebundenen Stickstoff. Ob der Zucker nur als Gärstoff in Betracht kommt, oder ob er auch Nährstoff ist, läßt sich nicht sagen; aber die Möglichkeit, daß das Clostridium nicht nur N, sondern auch C aus der Luft bezieht, daß es also wie die Nitro- und Sulfobakterien CO_2 assimiliert, läßt sich nicht von der Hand weisen.

Berthelot hatte geglaubt, daß die Fähigkeit, Stickstoff zu fixieren, vielen Mikroorganismen zukäme, Winogradsky findet sie auf sein Clostridium und diesem nahestehende Formen beschränkt; wenigstens können nur sie ohne gebundenen Stickstoff ihre Vegetation beginnen und fortsetzen. Nach Winogradskys Untersuchungen ist aber mehrfach die Behauptung aufgetreten, daß auch andere Organismen imstande sein sollten, den atmosphärischen Stickstoff auszunutzen. So beobachtete Beijerinck (1901) eine Bakterie („Azotobacter") von ungewöhnlich großen Dimensionen, die keine Sporen bildet und deshalb Winogradskys Isolierungsversuchen entgangen sein soll; sie kommt bei Luftzutritt auf organischen Nährstoffen, besonders Mannit, Propionsäure etc., ohne gebundenen Stickstoff fort, indem sie zunächst die Spuren von gebundenem Stickstoff, die als Verunreinigung in der Nährlösung enthalten sind, aufbraucht und

dann den Luftstickstoff assimiliert. Auch sollen nach demselben Autor gewisse Cyanophyceen (Nostoc, Anabaena) sich ganz ähnlich verhalten wie Azotobakter, so daß Beijerinck einen besonderen physiologischen Typus, die „Oligonitrophilen" aufstellt, zu denen er auch Clostridium rechnet. Wir haben dazu nur zu bemerken, daß zwischen Beijerincks und Winogradskys Untersuchungen ein sehr großer Unterschied besteht; Winogradsky hat durch quantitative chemische Analyse den Stickstoffgewinn nachgewiesen, bei Beijerinck vermißt man einen solchen Nachweis durchaus.[1])

Auch noch von anderer Seite ist die Bindung des atmosphärischen Stickstoffes behauptet worden, so z. B. für Aspergillus und Penicillium von Puriewitsch (1895) und für andere Schimmelpilze von Saida (1901). Die Zunahme an gebundenem Stickstoff in den Kulturen ist aber eine geringe, und man wird bestätigende Versuche abwarten müssen, ehe man ein sicheres Urteil abgeben kann.[2]) Noch sehr viel zweifelhafter als bei diesen Schimmelpilzen ist bei einem endosporen Bacillus (B. Ellenbachensis) die Fähigkeit, den freien Stickstoff der Luft zu binden; genaue Untersuchungen haben durchweg gezeigt, daß er die behauptete Befähigung nicht besitzt; trotzdem werden Reinkulturen desselben als „Alinit" der ohnedies „notleidenden" Landwirtschaft verkauft; sie sollen auf das Feld gestreut die Stickstoffbindung im Boden vermehren.

Wenn in allen Ackerböden eine so lebhafte Stickstoffbindung vor sich ginge wie in den eingangs erwähnten Kühnschen Versuchsfeldern, dann wäre weder Alinit noch überhaupt eine künstliche N-düngung nötig. Die Erfahrung zeigt aber das Gegenteil: im allgemeinen ist Stickstoffdüngung unentbehrlich, und nur die Leguminosen machen hierin eine alsbald zu besprechende Ausnahme. Auf Kühns Feldern muß daher die Stickstoffbindung eine ungewöhnlich intensive gewesen sein, und das muß seinen besonderen Grund gehabt haben. Nehmen wir an, Clostridium Pasteurianum sei der stickstoffbindende Mikroorganismus, so liegt die Vermutung nahe, daß die zu dessen Gedeihen unbedingt notwendigen Kohlehydrate in besonders reichlicher Menge zur Verfügung gestanden hätten, und damit kommen wir noch auf eine Frage, die bisher nicht aufgeworfen worden war, die Frage nämlich, wie sich Clostridium in der Natur überhaupt Zucker verschaffen kann. Man kann wohl an zwei Quellen denken: einmal an die Abfälle und Ueberreste der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, dann an die niederen Algen, die stets im Erdboden vorkommen. Festgestellt ist, daß in einer Ackererde, die reichlich Algen führt, die Stickstoffbindung besonders gut von statten geht; daraus wird man schließen dürfen, daß die Algen und Clostridium in einem genossenschaftlichen Verhältnis stehen, indem die Algen gebundenen Stickstoff vom Clostridium, das Clostridium lösliche Kohlehydrate von den Algen empfängt (Kossowitsch 1894).

---

[1]) Seitdem diese Zeilen geschrieben wurden, hat Winogradsky (1902 Cbl. Bakt. II, 9, 43) zu Beijerincks Angaben in ähnlicher Weise Stellung genommen, wie das oben geschah, und Beijerinck selbst (1902. Cbl. Bakt. II, 9, 3) gibt zu, daß Azotobakter keinen freien Stickstoff assimiliert; die neuen Angaben Beijerincks über die „wirklich" N-bindenden Bakterien wird man daher mit einer gewissen Skepsis betrachten müssen.

[2]) Czapek (1902. Beiträge z. chem. Phys. u. Pathologie 2, 559) konnte in seinen Versuchen mit Aspergillus niemals eine Bindung freien Stickstoffs wahrnehmen.

Wie bemerkt, spielen die Leguminosen im landwirtschaftlichen Betrieb eine besondere Rolle, nicht nur weil sie auf dem sterilsten Sandboden ohne Stickstoffdüngung fortkommen, sondern weil sie auch diesen Boden noch verbessern, zur Kultur von Nicht-Leguminosen geeigneter machen. Diese Eigenschaften der Leguminosen waren zum Teil schon im Altertum (Plinius, Historia naturalis, 8. Buch; zitiert nach Jacobitz 1901) bekannt, scharf erfaßt aber wurden sie erst von Schultz-Lupitz (1881), der auf dem sandigen Boden seines in der Mark gelegenen Gutes nach bloßer Mineraldüngung ohne Stickstoffzusatz 15 Ernten von Lupinen hintereinander erzog, ohne eine Abnahme in ihrem Wuchse zu bemerken. Auch beobachtete er, daß die Lupine, als Vorfrucht gebaut, die Ernte der Halmfrüchte verdoppelt bis verdreifacht. Bei diesen Resultaten blieb Schultz nicht stehen, er sorgte auch für eine analytische Stickstoffbestimmung des Bodens, die folgendes Resultat ergab:

1. Ein seit 15 Jahren weder gedüngter, noch beackerter, als wilde Schafweide benutzter Acker hatte N in Proz.

Ackerkrume	bis zu 6″	Tiefe	0,027
Untergrund	6—24″	„	0,021

2. Derselbe Boden seit 15 Jahren mit Lupinen bebaut und nur mit Mineraldünger versehen:

Ackerkrume	bis zu 8″	Tiefe	0,087
Untergrund	8—24″	„	0,025

Es ist also ein ganz beträchtlicher Stickstoffgewinn in den höheren Bodenschichten zu verzeichnen, und diesen bestätigte auch später Frank (1888), als er die gleichen Aecker nach 20jähriger Lupinenkultur prüfte.

Die Landwirte und die Agrikulturchemiker dürften durch die Darlegungen von Schultz zur Ueberzeugung gekommen sein, daß tatsächlich den Leguminosen, speziell den Lupinen, die Fähigkeit zukommen muß, den atmosphärischen Stickstoff zu binden. Die Botaniker dagegen konnten sich auf einen Versuch Boussingaults berufen, an dessen Exaktheit nicht zu zweifeln ist, und der beweist, daß Bohnen und Lupinen, die in stickstofffreiem Boden keimen, und denen außer dem atmosphärischen Stickstoff andere Stickstoffquellen nicht zur Verfügung stehen, nach längerer Dauer des Versuches weder eine Zu- noch eine Abnahme in ihrem Stickstoffgehalt erfahren. Exakt ist dieser Versuch, aber er beweist keineswegs die Unfähigkeit der Leguminosen, Stickstoff zu binden, generell, sondern nur unter den Bedingungen des angeführten Experimentes. Somit stehen die Versuche von Boussingault eigentlich nicht im Gegensatz zu den klassischen Versuchen von Hellriegel und Wilfarth, obwohl diese letzteren den definitiven Beweis für die Stickstoffbindung durch Leguminosen erbracht haben.

Hellriegel und Wilfarth (1888) benutzten als Kultursubstrat einen sehr reinen Quarzsand, der ohne Mineralzusätze völlig steril war. Die zu untersuchenden Leguminosen verglichen sie auf das sorgfältigste mit Zerealien (Hafer und Gerste), für welche festgestellt werden konnte, daß sie nur bei Zugabe von Nitrat zu gedeihen vermögen und andere Stickstoffquellen, als die in den Boden gebrachten, also vor allem den atmosphärischen Stickstoff, durchaus nicht zu benutzen wissen.

In dem Sandboden, wenn er durch Erhitzen von Mikroorganismen befreit (sterilisiert) war und fernerhin steril erhalten wurde, verhielten

sich die Leguminosen (Serradella, Erbse, Lupine) ganz in der gleichen Weise wie die Zerealien, ein Gedeihen fand also nur bei Zugabe von Nitraten statt. Das stimmt mit dem Verhalten der Leguminosen in dem oben erwähnten Versuch Boussingaults. — Eine prinzipielle Veränderung aber trat ein, wenn dem sterilen stickstofffreien Boden eine geringe Menge eines aus passendem Kulturboden bereiteten Aufgusses beigegeben wurde; dann ergab nämlich die Ernte einen meist recht beträchtlichen Stickstoffgewinn, der nur auf einer Verwendung des atmosphärischen Stickstoffes beruhen konnte. Ein zahlenmäßiges Beispiel mag das näher illustrieren (Hellriegel 1888, S. 145):

	Ohne Bodenaufguß		Mit Bodenaufguß	
	Trockengewicht	Stickstoffgewinn	Trockengewicht	Stickstoffgewinn
	g	g	g	g
Serradella	0,092	— 0,022	16,864	+ 0,326
Lupine	0,919	— 0,049	44,718	+ 1,077
Erbse	0,779	— 0,025	17,616	+ 0,449

Wurde aber anstatt mit Leguminosen mit Hafer experimentiert, so blieb jeder Erfolg des Bodenaufgusses völlig aus.

Der Einfluß des Bodenaufgusses kann nicht durch die in ihm enthaltenen Nährstoffe erklärt werden, vielmehr muß seine Wirksamkeit auf dem Gehalt an Mikroorganismen beruhen, denn eine Erwärmung auf 70° machte ihn unwirksam. Daß es sich aber nicht um beliebige im Erdboden lebende stickstoffbindende Mikroorganismen handeln kann, das zeigt schon der Mangel eines Erfolges bei den Zerealien. Es müssen Organismen sein, die ganz besondere Beziehungen zu den Leguminosen haben. Ferner müssen es bei verschiedenen Leguminosen differente Mikroorganismen sein, denn der Aufguß von einem Zuckerrübenboden, in welchem Erbsen und verschiedene Kleearten seit langer Zeit in die regelmäßige Fruchtfolge eingeschoben waren, Serradella und Lupine aber noch nie gebaut worden waren, beförderte nur das Wachstum der Erbse, nicht aber das der Serradella und Lupine. Hand in Hand mit der Förderung durch den Bodenaufguß ging die Bildung eigentümlicher Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen, die schon lange bekannt waren, über deren Entstehung und Natur aber noch keine Einigkeit erzielt war.

Mit klarem Blick erkannten Hellriegel und Wilfarth, daß die im Bodenaufguß vorkommenden Mikroorganismen auch die Ursache der Knöllchen an den Wurzeln der Leguminosen sein müßten, und daß nur dann die Leguminosen zur Assimilation von atmosphärischem Stickstoff befähigt sind, wenn sie den betreffenden Mikroorganismus in den Wurzelanschwellungen beherbergen. „Um den Leguminosen den freien Stickstoff für Ernährungszwecke dienstbar zu machen" — sagen H. u. W. —, „genügt nicht die bloße Gegenwart beliebiger niederer Organismen im Boden, sondern es ist nötig, daß gewisse Arten der letzteren mit den ersteren in ein symbiotisches Verhältnis treten."

Symbiose aber nennt man mit de Bary (1879) ein genossenschaftliches Leben zweier Organismen der Art, daß beide aus dem Zusammenleben Nutzen haben, oder jedenfalls nicht einer von beiden einseitig Nutzen daraus zieht. Im letzteren Fall würde man von Parasitismus zu sprechen haben. Worin nun aber die gegenseitige Förderung der Leguminosen und der sie bewohnenden Bakterien

besteht, das haben Hellriegel und Wilfarth nicht im Einzelnen ausgeführt, und es ist auch heute noch nicht ganz klar, nachdem wir durch eine Reihe von wichtigen Arbeiten von Beijerinck (1888), Prazmowski (1890, 1891), Frank (1890) u. a. etwas näher über Bildung und Bedeutung der Knöllchen aufgeklärt sind.

Ohne auf Details einzugehen, wollen wir unter Verweisung auf Fig. 42 u. 43 nur in aller Kürze die hauptsächlichsten Ergebnisse der neueren Forschungen über die Leguminosen hier anführen. Danach dringen be-

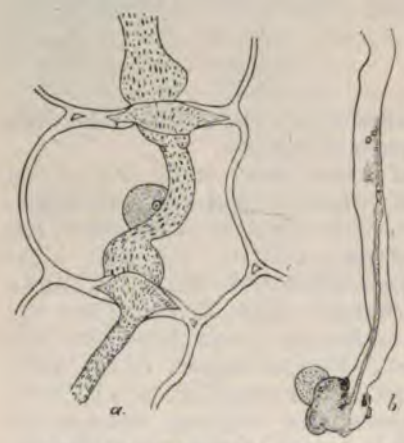


Fig. 42. Einwanderung der Bakterien in die Leguminosenwurzel. *a* Wurzelrindenzellen der Erbse mit der schlauchförmigen Bakterienmasse. Vergr. 650. *b* Wurzelhaar der Erbse, an dem links unten eine Bakterienansammlung außen ansitzt. In der Spitze des Haares Protoplasma mit Bakterien untermischt. Von hier geht dann der Infektionsfaden aus, d. h. eine schlauchförmige Bakterienmasse. Vergr. 175. Aus Fischer, Vorles. üb. Bakterien. 2. Aufl.

Fig. 43. Wurzelknöllchen der Leguminosen. *a* Lupinen-Wurzelknöllchen. nat. Gr. *b* Längsschnitt durch dasselbe (mehrf. vergr.). *g* Gefäßbündel. *w* Bakteriengewebe. *c* Bakterienzelle der Lupine. Die Bakterien sind schwarz gehalten (600-fach vergr.) *d* Die Bakterien der Lupine. *e* Bakteroiden von Vicia villosa. *f* Bakteroiden von Lupinus albus. *d—f* 2500fach vergr. Aus Fischer, Vorl. üb. Bakterien, 2. Aufl.

wegliche Stäbchen einiger als Bacterium radicicola zusammengefaßter Bakterien in die Wurzeln von Leguminosen ein und vermehren sich daselbst in ziemlich auffallendem Maße. Aehnlich, wie wir das bei den Gallwespen sehen werden, üben dieselben einen Reiz auf die Wurzelzellen und veranlassen sie zur Bildung einer lokalen Hypertrophie, eben des Knöllchens, das wir demnach als eine Bakteriengalle bezeichnen dürfen. In der Mehrzahl der Zellen der Knöllchen trifft man Unmassen des Bacterium radicicola an, das späterhin in eigentümlicher Weise degeneriert, indem es große, kuglige oder verzweigte, sehr eiweißreiche „Involutionsformen" annimmt. Diese Involutionsformen („Bakteroiden") werden dann von der Leguminose als Eiweißreserven behandelt, d. h. sie werden aufgezehrt und zur Fruchtbildung verwertet. Nur ein Teil der Bakterien aber verwandelt sich zu solchen Bakteroiden und fällt

der Leguminose zum Opfer, ein anderer Teil persistiert, gelangt nach dem Zugrundegehen des Knöllchens in die Ackererde und kann im nächsten Jahre neue Leguminosen anstecken.

Bacterium radicicola ist von mehreren Forschern in geeigneten Nährlösungen auch außerhalb der Pflanze gezogen worden, und der Beweis, daß es die Ursache der Knöllchenbildung ist, konnte in strengster Weise geliefert werden. Es gelang auch, die Lebensbedingungen dieses Organismus einigermaßen klar zu legen, und wir verdanken namentlich Mazé (1897) den Nachweis der Bindung des elementaren Stickstoffes durch ihn. Diesen Nachweis wollten begreiflicherweise auch schon andere Autoren liefern, sie gaben aber dem B. radicicola gewöhnlich Ammoniak oder überhaupt keinen gebundenen Stickstoff, in der Erwartung, so eine Bindung von Stickstoff um so deutlicher wahrnehmen zu können. Beijerinck verwendete Asparagin und glaubte einen Stickstoffgewinn bemerkt zu haben, Mazé endlich gab Eiweiß, in der Ueberlegung, daß zweifellos solches zunächt den Bakterien in der Pflanze zur Verfügung gestellt werde. Das Resultat war ein frappantes:

	Versuch I	Versuch II	Versuch III
Stickstoff in der Nährlösung:	62,1 mg	70,7 mg	22,4 mg
Stickstoff am Ende des Versuchs:	102,9 „	118,2 „	45,8 „
Mithin N-gewinn:	40,8 mg	47,5 mg	23,4 mg

Außer Stickstoff in Form von Eiweiß beansprucht Bac. radicicola noch recht erhebliche Mengen von Zucker, und man wird annehmen dürfen, daß ihm beide Stoffe von der Leguminose zur Verfügung gestellt werden, und zwar Zucker auf die Dauer, Eiweiß nur am Anfang, da offenbar nach einiger Zeit die Bindung des atmosphärischen Stickstoffes beginnt.

Wenn also schließlich das Bakterium der Leguminose den Stickstoff, die Leguminose dem Bakterium den Kohlenstoff in geeigneter Form liefert, so wird man hier in der Tat von einer Symbiose reden können. Freilich ist ihr Zusammenleben auch schon anders gedeutet worden; Fischer (1903) z. B. versucht die Leguminose als Parasiten des Bakteriums hinzustellen; wie uns scheint mit Unrecht.

Man wird vielleicht in unseren bisherigen Auseinandersetzungen über die Stickstoffassimilation der Leguminosen noch Lücken finden. In der Tat haben die Untersuchungen von Hellriegel und Wilfarth nur einen indirekten Beweis dafür erbracht, daß der Luftstickstoff gebunden wird; sie wiesen einen Stickstoffgewinn nach und zeigten, daß eine andere Quelle für denselben als der Luftstickstoff nicht auffindbar sei. Bei dieser Lage der Dinge ist es aber doch von Interesse hervorzuheben, daß es auch an direkten Beweisen nicht fehlt; so haben z. B. Schlössing und Laurent (1890) bestimmt, wieviel Milligramm Stickstoff eine Erbse während einer mehrmonatlichen Vegetation der Luft entnimmt, und sie kontrollierten ihr diesbezügliches Ergebnis durch die Bestimmung der Stickstoffzunahme im Boden und in der Ernte. Die folgende Zusammenstellung zeigt, daß die Uebereinstimmung beider Resultate eine recht befriedigende war:

Atmosph. Stickstoff	ins Kulturgefäß eingeleitet:	2681,2 ccm
„ „	aus dem Kulturgefäß herausgeleitet:	2653,1 „
Folglich „	assimiliert durch die Pflanze:	29,1 ccm = 36,5 mg

Stickstoff in Boden und Saat:	32,6 mg
„ „ „ „ Ernte:	73,2 „
Folglich Stickstoff assimiliert durch die Pflanze:	40,6 mg

Weiter ist dann noch der von Nobbe und Hiltner (1899, b) erbrachte Nachweis von Interesse, daß der Luftstickstoff in den Knöllchen fixiert wird und nicht etwa in den Blättern der knöllchentragenden Pflanze. Es war nämlich auch schon behauptet worden, daß die Leguminose durch die Gegenwart des Bac. radicicola derart verändert werde, daß sie nun freien N binden könne. Nobbe und Hiltner infizierten Robinien, die in stickstofffreier Nährlösung wuchsen, mit B. radicicola und beobachteten auch die Bildung normaler Knöllchen unter Wasser; dieselben waren aber, so lange sie vom Wasser bedeckt blieben, für die Pflanze völlig wertlos und begannen erst, wenn sie an die Luft gebracht wurden, Stickstoff zu assimilieren. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß Stickstoff in die Knöllchen selbst gelangen muß, wenn er gebunden werden soll.

Endlich erwähnen wir noch, daß es mehreren Autoren geglückt ist, in künstlichen Nährlösungen die Bakterien zu Bakteroiden auswachsen zu sehen (Beijerinck 1888, Hiltner 1900, Stutzer 1901). Damit ist aber noch nicht erklärt, warum in der Pflanze nicht alle, sondern nur einzelne Bakterien zu Bakteroiden werden, eine Erscheinung, die für die Erhaltung des B. radicicola in der Natur von größter Bedeutung ist (cf. S. 292).

Wenn wir das Zusammenleben der Leguminosen mit den Knöllchenbakterien als Symbiose bezeichnen, so werden wir, rückwärts blickend, auch die zwischen Clostridium Pasteurianum und den zwei anderen Bakterien bestehenden Beziehungen ebenfalls eine Symbiose nennen, und wir wollen die Gelegenheit benutzen, gleich noch einige andere Fälle von derartigem genossenschaftlichem Leben den erwähnten anzuschließen. Wenn wir dabei mit Elaeagnus und Erle beginnen, so geschieht das deshalb, weil diese beiden Bäume an ihren Wurzeln Knöllchen produzieren, die auffallend an die der Leguminosen erinnern und aller Wahrscheinlichkeit nach auch in derselben Weise funktionieren wie diese. Für die Erle z. B. konnte Hiltner (1896) zeigen, daß sie ohne Knöllchen nur bei Zugabe von Stickstoffverbindungen zu wachsen vermag, während sie nach Ausbildung von Knöllchen mit dem Luftstickstoff auskommt. Aehnlich dürfte sich auch Elaeagnus verhalten, doch stehen in beiden Fällen noch die genaueren Untersuchungen über die Entwicklung der knöllchenbildenden Organismen aus; über ihren Bau hat neuerdings Shibata (1902) interessante Mitteilungen gemacht.

Wenn demnach die Nutznießung des freien Stickstoffes bei höheren Pflanzen doch nicht nur auf die Leguminosen beschränkt ist, so könnte man glauben, die von Frank (1890) ausgesprochene Ansicht bestehe zu Recht, und es käme diese Fähigkeit wohl allen Pflanzen in höherem oder geringerem Grade zu. Demgegenüber verdient hervorgehoben zu werden, daß exakte Versuche bei der großen Mehrzahl der Phanerogamen, so z. B. bei Gramineen und Cruciferen (Aeby 1896, Pfeiffer und Franke 1897) zu durchaus negativen Resultaten geführt haben. In anderen Fällen aber, und zwar wieder in solchen, wo es sich um eine symbiotische Vereinigung von Pilzen mit Phanerogamen handelt, ist Stickstoffbindung tatsächlich nachgewiesen oder wenig-

stens wahrscheinlich. Da ist vor allem eine Conifere zu nennen, Podocarpus, die durch Knöllchen an ihrem Wurzelsystem ausgezeichnet ist. Diese Knöllchen sind modifizierte Seitenwurzeln, deren Gewebe von den Zellen eines Pilzes dicht erfüllt sind. Es gelang bisher nicht, Podocarpus ohne diesen Pilz zu kultivieren, aber Nobbe und Hiltner berichten (1899, a), daß sie Podocarpus 5 Jahre lang in völlig N-freiem Quarzsand wachsen ließen, wobei die Pflanze auf das Beste gedieh. Es unterliegt daher keinem Zweifel, daß sie den atmosphärischen Stickstoff binden kann, und es ist sehr wahrscheinlich, daß der Pilz dabei eine Hauptrolle spielt. Neuerdings hat nun Hiltner (1899) noch auf Lolium temulentum hingewiesen, bei welchem von Vogl und Nestler eine konstante Pilzwucherung entdeckt worden war. Die Beobachtungen Hiltners machen es wahrscheinlich, daß auch hier Stickstoffbindung vorliegt. Damit ist dann aber auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht, daß viele parasitische Pilze im gleichen Sinne wirken könnten. Hiltner glaubt in dem üppigen Gedeihen mancher von Pilzen befallenen Pflanzen eine Bestätigung für seine Vermutung zu finden, doch hat Brefeld (1902) gezeigt, daß diese Vermutung für die Ustilagineen nicht zutrifft. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß es bei anderen Pilzen ebenso sein müßte.

Vor allem wird man da an die sog. Mykorrhiza denken, d. h. eine symbiotische Vereinigung zwischen Pilzen und Phanerogamenwurzeln von überraschend großer Verbreitung. Sie findet sich in zwei Formen, als endotrophe und als ektotrophe Mykorrhiza. Die erstere ist schon lange bekannt, sie wird z. B. schon von Schleiden für Neottia Nidus angegeben, und namentlich durch Frank (1887) und Schlicht (1889) ist ihre weite Verbreitung besonders bei den Orchideen, Ericaceen, Epacrideen nachgewiesen worden. Die systematisch noch wenig erforschten Pilze dringen bei diesen Pflanzen in die Zellen der Wurzel ein und vermehren sich daselbst, ohne daß die Wurzelzellen absterben. Eingehend untersucht ist Neottia durch W. Magnus (1900). Hier tritt der Pilz von außen ein und verzweigt sich dann in einiger Entfernung von der Epidermis, so daß eine Reihe von konzentrisch gelagerten Zellschichten in Wurzel und Rhizom stark mit Pilzmasse erfüllt werden. Diese vom Pilz bewohnten Zellen verhalten sich aber nicht alle gleich. In bestimmten Zellen wächst der Pilz lebhaft heran und bildet schließlich, das Protoplasma des Wirtes schädigend, Organe aus, die zur Ueberwinterung und Infektion einer neuen Pflanze in nächsten Jahr geeignet erscheinen. Dagegen wird der Pilz in anderen Zellen

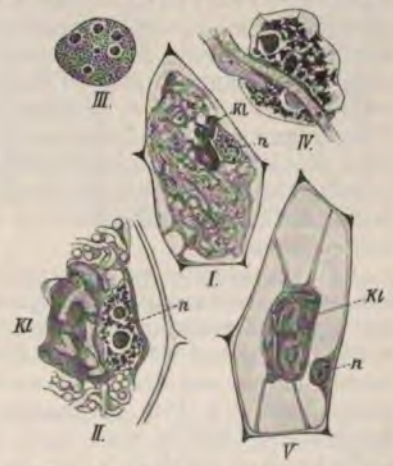


Fig. 44. Psilotum triquetrum. *I.* Wurzelzelle mit Pilzmasse erfüllt; *n* der Kern; bei *Kl* beginnt die Verdauung des Pilzes. Vergr. 210. *II.* Kern *n* und verdaute Pilzmasse *Kl* einer ähnlichen Zelle, 400fach vergr. *III.* Ruhender normaler Zellkern aus dem Rhizom von Psilotum. Vergr. 625. *IV.* Kern aus einer Zelle mit Pilzinfektion. Vergr. 625. *V.* Zelle die den Pilz ganz verdaut hat. *Kl* die verdaute, von Membran eingehüllte Pilzmasse. Vergr. 240. Nach Shibata (1902).

zum Teil verdaut, und sein reicher Eiweißgehalt kommt der Wirtpflanze zugute, während seine unverdaulichen Teile zu einem zentral in der Zelle liegenden Klumpen zusammengeballt und mit Celluloseschichten bedeckt werden. Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei Psilotum triquetrum (Shibata 1902); nur treten da die „Pilzwirtzellen" und die „Verdauungszellen" regellos nebeneinander auf. In den Wirtzellen bleiben die Pilzhyphen auf den Rand der Zelle beschränkt und der Kern wird nicht verändert; in den Verdauungszellen dagegen findet man (Fig. 44) einen dichten Knäuel von Pilzhyphen, der, von einem Punkt aus beginnend, zu einem Klumpen desorganisiert wird (I. u. II. Kl.), während gleichzeitig der Zellkern mächtig an Größe zunimmt und auch im Innern eigenartige Veränderungen erfährt (vgl. Fig. 44 III u. IV). Endlich wird der unverdauliche Rest der Pilzmasse im Zentrum der Zelle deponiert (Fig. V) und mit einer Membran umgeben. Nach Shibata ist aber zwischen Psilotum und Podocarpus nur ein ganz geringer Unterschied; die Zellen der Podocarpusknöllchen sind dicht mit Pilzhyphen erfüllt und verdauen diese. Da nun bei Podocarpus die Assimilation freien Stickstoffes sehr wahrscheinlich ist, so könnte sehr wohl auch die Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza anderer Pflanzen auf gleichem Gebiet liegen. — Die Erfahrungen an Neottia und Psilotum machen zugleich das verschiedene Verhalten der Bakterien in den Leguminosen verständlicher (vgl. S. 290).

Wenn unsere Deutung der endotrophen Mykorrhiza zutrifft, dann wird man sich fragen müssen, ob eine Vergesellschaftung zweier chlorophyllfreier Organismen, z. B. von Neottia und dem Pilz, als eine Symbiose zu bezeichnen ist, denn man weiß nicht recht, worin die Gegenleistung dieser Pflanze an den Pilz besteht; es ist eben die Kenntnis ihrer Ernährungsweise eine zu dürftige. Wir wollen darum weitere Diskussionen hier vermeiden. Wenn aber die Phanerogamen mit endotropher Mykorrhiza Chlorophyll führen und demnach Kohlensäure assimilieren, dann liegt es nahe, anzunehmen, die Arbeitsleistung der beiden Symbionten sei in der Weise geregelt, daß der Pilz für den Stickstoff, die höhere Pflanze für den Kohlenstoff zu sorgen habe.

Dabei könnte es sich freilich eventuell auch um etwas anderes als um die Bindung von atmosphärischem Stickstoff handeln, es könnten die Mykorrhizenpflanzen Peptonorganismen oder Asparaginorganismen sein, und der Pilz hätte die Herstellung dieser Stickstoffverbindungen aus den Humussubstanzen zu besorgen. Vielleicht sorgt aber der Pilz überhaupt nicht für den Stickstoffbedarf der höheren Pflanze, sondern er ist ihr bei der Aufnahme von Aschensubstanzen behilflich (Stahl 1900). Die Pilze haben ein sehr lebhaftes Bedürfnis nach solchen, und da sie dieses meist rasch zu befriedigen verstehen, so sind sie für die langsamer arbeitenden Phanerogamen auf nährsalzarmem Boden starke Konkurrenten. Insbesondere im Humus vermögen höhere Pflanzen ungleich besser zu gedeihen, wenn dieser seines natürlichen Gehaltes an Pilzen beraubt ist. Solange derselbe dagegen noch vorhanden ist, wachsen die Phanerogamen unter den deutlichsten Zeichen von „Hunger nach Aschensubstanzen". Die Mykorrhiza kommt nun gerade bei solchen Pflanzen vor, die im Humus leben, oder bei solchen, die aus anderen Gründen (schwache Transpiration) keinen lebhaften Einstrom von Aschensubstanz aufzu-

weisen haben. Stahl nimmt deshalb an, daß diese Pflanzen sich gewisse Pilze tributär gemacht haben, um so aus rücksichtslosen Konkurrenten nützliche Helfer zu erhalten. Selbstverständlich besteht auch bei dieser Auffassung die Gegenleistung der höheren Pflanze etwa in Kohlehydraten. Uebrigens scheint uns für die Stahlsche Hypothese der Umstand ungünstig zu sein, daß die Pilze vielfach fast ganz im Innern der Wurzel leben und deshalb nicht sehr geeignet sein dürften, die Aufnahme von Nährsalzen aus dem Boden zu bewerkstelligen. Die Funktion der Pilze besteht aber nach Stahl nicht nur in der Aufnahme der Nährsalze aus dem Boden, sondern auch in deren Verarbeitung, so daß dem anderen Symbionten bereits fertig assimilierte Substanz zufließen soll. Stahl will das u. a. daraus schließen, daß die Mehrzahl der „mykotrophen" Pflanzen gewisse Abfallstoffe, die mit der Assimilation der Nährsalze zusammenhängen sollen, so vor allem das Kalkoxalat, in ihren Geweben nicht führen (vgl. S. 171, aber auch S. 239 Anm.).

Es erübrigt uns, noch einen Blick auf die ektotrophe Mykorhiza zu werfen. Sie wurde zum erstenmal von Kamienski (1881) bei Monotropa entdeckt, bald darauf wies Frank ihre große Verbreitung bei unseren waldbildenden Bäumen (Cupuliferen, Betulaceen, Coniferen) nach. Hier dringt der Pilz — es handelt sich nachweislich um große Agaricineen und Tuberaceen — überhaupt nicht in die Zellen der Wurzel ein, sondern es bildet seine dichtverflochtene Masse eine Hülle um die Wurzel, die selbst deren Vegetationspunkt nicht freiläßt. Allenfalls dringen auch einzelne Pilzzellen zwischen die äußersten Zellen der Wurzel, doch beschränken sich auch diese durchaus auf die Interzellularräume. Mit einer solchen Infektion sind nun aber Differenzen in der äußeren Gestalt und in der anatomischen Struktur verbunden, die die „Mykorrhiza" leicht kenntlich machen, und die von physiologischer Bedeutung sein müssen. Eine solche Bedeutung wird man besonders dem Umstand zuschreiben, daß an der Pilzwurzel die Ausbildung von Wurzelhaaren unterbleibt (vgl. Fig. 45), und dementsprechend die ganze Aufnahme von Nährstoffen und Wasser nur durch Vermittlung des Pilzes möglich wird.[1]) Bei dieser Form der Mykorrhiza dürfte die Stahlsche Anschauung auf den ersten Blick viel einleuchtender sein, als bei der endotrophen Form. Bei genauerer Ueberlegung treten ihr aber auch hier Schwierigkeiten entgegen. Wenn wirklich der Pilz in

I *II*

Fig. 45. *I* Buchenwurzel aus Waldhumus (vergr.). *p* Pilzstränge, die bei *a* mit dem Humus verwachsen sind. *II* Buchenwurzel aus sterilem Humus (vergr.). *c* Wurzelhaube, *h* Wurzelhaare. Aus Detmers kl. Praktikum.

[1]) Aus dem auf S. 163 erwähnten, geringen Nitratgehalt des Waldbodens kann man demnach nur schließen, daß die Pilze, nicht aber, daß die Bäume auf Ammoniak angewiesen seien; welche N-verbindungen die Wurzel aus dem Pilzmantel empfängt, wissen wir nicht.

der Erwerbung von Aschensubstanz aus dem Boden dem Baum voraus ist, warum hält er diese dann nicht fest, warum gibt er sie nach der Assimilierung willig ab? Bei der endotrophen Mycorrhiza ist diese Abgabe durch die Verdauung des Pilzes erklärt; bei der ektotrophen aber ist kein Grund für sie einzusehen. Hier harrt noch manche Frage ihrer Lösung, und es fällt auf, wie wenig Boden sich auf diesem Gebiet das Experiment zu verschaffen gewußt hat. Und doch wären planvolle Versuche, durchaus nicht aussichtslos; wissen wir doch, daß Nobbe (1899) Kiefern, Fichten, Lärchen, Buchen in reinem, humusfreiem Quarzsand ganz ohne Pilz durch einen Zeitraum von 25 Jahren in üppigster Entwicklung erhalten konnte. Es liegt demnach auf alle Fälle keine erbliche Fixierung der Anpassung vor, und darum sind Experimente nicht aussichtslos.[1]) Es ist aber zu erwarten, daß dieselben nachweisen werden, daß unter den mykotrophen Pflanzen neben wirklicher Symbiose auch auf der einen Seite harmlose bezw. bedeutungslose Vergesellschaftungen, auf der anderen Seite aber Fälle von ausgesprochenem Parasitismus existieren; und zwar mag es vorkommen, daß der Pilz der Parasit ist, ebenso aber auch umgekehrt, daß die Samenpflanze parasitiert; in mancher endotrophe Mykorrhiza bei grünen Pflanzen dürfte der Pilz, in der ektotrophen bei farblosen Pflanzen (Monotropa) dürfte die Samenpflanze parasitieren.

Wenn man von Symbiose spricht, kann man unmöglich von den Flechten schweigen, denn gerade für diese so höchst erstaunliche Vergesellschaftung von Algen und Pilzen wurde von de Bary (1879) der Ausdruck Symbiose zum erstenmal gebraucht.[2]) Trotzdem ist auch heute noch eine völlige Einsicht in das Wesen dieser Symbiose nicht erzielt. Beijerinck (1890) und Artari (1899) haben gezeigt, daß gewisse Flechtenalgen „Pepton"pflanzen sind, und so kann man vermuten, daß der Pilz ihnen im Konsortium Pepton liefert, während es natürlich Aufgabe der Alge ist, CO_2 zu assimilieren und dem Pilz Kohlehydrate zuzuführen. Es ist indes auch möglich, daß hier ein Fall von echtem Parasitismus vorliegt. Nicht jeder Parasit verfährt ja so unzweckmäßig, seinen Wirt in toto oder in parte abzutöten, die raffinierten Parasiten wissen vielmehr ihre Angriffe in den Grenzen zu halten, die das Leben des Wirtes nicht in Frage stellen, und die dementsprechend eine längere Ausnutzung, also auf die Dauer größere Vorteile, gewähren. Es sei z. B. an die Uredineen und an die Peronosporeen erinnert. Nun hat man aber nicht nur keine Schädigung an den Algenzellen, sondern man hat sogar eine Förderung durch den Pilz beobachtet: die Algen können in der Flechte größere Dimensionen annehmen, als in freiem Zustand. Auch diese Tatsache spricht nicht gegen „Parasitismus". Denn wir sehen auch anderwärts eine solche auf Vergrößerung der Wirtzellen hinauslaufende Wirkung von parasitischen Pilzen, und wir können sie uns einigermaßen erklären, wenn wir daran denken, daß auch notorische „Gifte", in mäßigen Dosen verabreicht, solche Entwicklungsreize auszuüben vermögen.

---

[1]) Durch die Untersuchungen von Möller (1902) wird die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza wieder recht zweifelhaft.

[2]) Die Auffassung der Flechten als Kombination von Algen und Pilzen ist namentlich von Schwendener (1869) (Algentypen der Flechtengonidien, Basel) begründet worden. Zu vergleichen ist noch über diese Frage De Bary (1865), Morphol. und Phys. d. Pilze, Flechten etc., Leipzig; ferner Reinke (1894), Jahrb. wiss. Bot. 26, 524.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, auf die zahlreichen Fälle hier einzugehen, bei denen man mit größerem oder geringerem Recht von Symbiose spricht. Wohl aber wollen wir zum Schluß darauf hinweisen, daß man dem Ausdruck Symbiose auch einen erweiterten Sinn geben kann. Symbiose im engsten Sinne liegt vor, wenn die beiden Symbionten zusammen geradezu einen einzigen Organismus bilden, der formale oder funktionelle Eigenschaften erhält, die den Konstituenten nicht oder nicht in so hohem Grade eigen waren (Flechten, Leguminosen); eine schon geringere Anpassung tritt uns dann entgegen, wenn die beiden Symbionten nur soweit miteinander vereinigt sind, wie z. B. Clostridium Pasteurianum mit den zwei aeroben Bakterien, so daß sie eine formlose Zoogloea bilden; von einer Symbiose kann man aber auch dann noch reden, wenn in der gleichen Ackererde nebeneinander grüne Algen und Clostridium Pasteurianum tätig sind und sich gegenseitig mit ihren Stoffwechselprodukten unterstützen. Gehen wir nun einen Schritt weiter, so sehen wir Organismen, die nacheinander am gleichen Ort vorkommen, und von denen einer dem anderen den Boden vorbereitet, und diese Erscheinung können wir als Metabiose (Ward 1899) bezeichnen. Die nahen Beziehungen zwischen Symbiose und Metabiose leuchten ein. Von der weiten Verbreitung der Metabiose aber haben wir uns schon früher überzeugt, und wir können unsere Besprechungen über den Stoffwechsel der Pflanzen nicht besser beschließen, als wenn wir die Metabiose verschiedener früher besprochener Organismen in tabellarischer Form noch einmal Revue passieren lassen. Wir beschränken uns dabei im wesentlichen auf die beiden Elemente, die auch in unseren obigen Erörterungen stets die Hauptrolle gespielt haben, wir betrachten also den Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes in der Welt der Organismen. Daß kein Stoff auf unserem Planeten verloren gehen kann, das sagt uns die Chemie; daß aber ein wirklicher Kreislauf der Stoffe auf der Erde stattfindet, das liegt nicht zum wenigsten an der Erscheinung der Metabiose. Jeder Organismus würde für sich allein sehr bald die Außenwelt derartig einseitig verändert haben, daß er nicht mehr lebensfähig wäre. Nur die Existenz zahlreicher verschieden funktionierender Organismen erlaubt die stete Wiederkehr neuen Lebens auf der Erde. Die folgende Tabelle macht nun keinen Anspruch auf Vollständigkeit; selbst in dem, was sie bringt, ist sie nicht vollständig, denn es könnte noch manches Stoffwechselprodukt angeführt, mancher Pfeil gezogen werden, die der Uebersichtlichkeit zulieb weggelassen wurden. In der Mitte der Tabelle steht durch fetten Druck hervorgehoben die CO_2-Assimilation der grünen Pflanze, ein Prozeß, in dem das Sonnenlicht die nötige Energie liefert. Indirekt basieren dann auf der in den Kohlehydraten aufgespeicherten Sonnenenergie fast alle Vorgänge, die in der Zusammenstellung angeführt sind. In den einzelnen Stoffwechselprozessen sind nur die Stoffwechselprodukte angeführt worden, die uns für den Moment interessieren. Chemische Gleichungen sind vermieden worden; die Ausgangs- und die Endprodukte eines Vorgangs sind durch Pfeile getrennt, die zugleich die Richtung des Reaktionsverlaufes angegeben. Ist ein Aufwand von Energie bei der Reaktion nötig, so ist der Pfeil ↗ aufwärts gerichtet; ein Gewinn von Energie wird durch den Pfeil ↘ angedeutet; der Pfeil ↣ endlich sagt aus, daß eine Spaltung ohne wesentliche Aenderung der Energie vorliegt. Schwarzer Druck

kennzeichnet den Sauerstoff, roter Druck die Kohlensäu
die Kohlehydrate und andere aus C, H und O bestehe
grüner Druck den anorganischen Stickstoff (N, HN
Druck den organischen Stickstoff. Der „Kreislauf“
durch die in Pfeilen endenden Linien angedeutet.

Vgl. die umstehend folgende Tabelle.

Literatur zu Vorlesung 19.

Aeby. 1896. Versuchsstat. **46**, 409.
Artari. 1899. Bullet. des naturalistes de Moscou No. 1.
De Bary. 1879. Die Erscheinung der Symbiose. Straßburg.
Beijerinck. 1888. Bot. Ztg. **46**, 725.
— 1890. Bot. Ztg. **48**, 725.
— 1901. Centralbl. Bakt. II, **7**, 561.
Berthelot. 1892. Compt. rend. **115**, 569 u. a. a. Orten.
Boussingault. 1860. Agronomie **1**, 65.
Brefeld. 1902. Centralbl. Bakt. II, **8**, 24.
Bunge. 1889. Lehrbuch d. physiol. und pathol. Chemie, 2. Au
Frank. 1887—88. Ber. D. bot. Ges. **5**, 395; **6**, 248.
— 1888. Landw. Jahrb. **17**, 441. (Die Ernährung der Pflanzen m
— 1890. Landw. Jahrb. **19**, 523. (Die Pilzsymbiose der Legum
Fischer, Alfr. 1903. Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl. S.
Hellriegel u. Wilfarth. 1888. Unters. über die Stickstoffnah
u. Leguminosen (Beil. zur Zeitschr. d. Vereins für die R
Berlin.
Hiltner. 1896. Versuchsstationen **46**, 153.
— 1899. Cbl. Bakt. II, **5**, 831.
— 1900. Cbl. Bakt. II, **6**, 273.
Jacobitz. 1901. Cbl. Bakt. II, **7**, 783.
Jensen, H. 1898—99. Cbl. Bakt. II, **4**, 401; **5**, 716.
Kamienski. 1881. Botan. Ztg. **39**, 457.
Kossowitsch. 1894. Botan. Ztg. **52**, 97.
Kühn, J. 1901. Fühlings landw. Zeitung **1**, 2. Ref. Centralbl.
Lemmermann. 1901. Kritische Studien der Denitrifikationsvorg
Maassen, A. 1901. Zersetzung d. Nitrate u. Nitrite durch B
Ges.-Amt) **18**, 1.
Magnus, W. 1900. Jahrb. wiss. Botanik **35**, 205.
Mazé. 1897. Annales de l'institut Pasteur **11**, 44; **12**, 1.
Möller. 1902. Ref. Bot. Ztg. **60**, II. Abt. 201.
Nobbe. 1899. Versuchsstat. **51**, 241.
Nobbe u. Hiltner. 1899a. Versuchsstat. **51**, 241.
— — 1899b. Versuchsstat. **52**, 455.
Pfeiffer u. Franke. 1897. Versuchsstat. **48**, 455.
Prazmowski. 1890/91. Landw. Versuchsstat. **37**, 161; **38**, 5.
Puriewitsch. 1895. Ber. D. bot. Ges. **13**, 342.
Saida. 1901. Ber. D. bot. Ges. **19**, 107.
Schlicht. 1889. Landwirtschaftl. Jahrbücher **18**, 477.
Schlössing u. Laurent. 1890. Compt. rend. Paris **111**, 750;
l'institut Pasteur **6**, 65; **6**, 824 (Koch, Jahresbericht 1890–
Schultz-Lupitz. 1881. Landw. Jahrb. **10**, 777.
Shibata. 1902. Jahrb. wiss. Bot. **37**, 643.
Stahl. 1900. Jahrb. wiss. Bot. **34**, 539.
Stutzer. 1901. Cbl. Bakt. II, **7**, 897.
Ward. 1899. Annals of Botany **13**, 52.
Winogradsky. 1895. Archives des sc. biologiques. St. Peters
— 1902. Centralbl. Bakt. II, **9**, 43.

II. Teil.

Formwechsel.

II. Teil.

Formwechsel.

solche gegeben ist, beginnen unsere Fragen. Unter Umständen aber kriecht die Plasmamasse eines Myxomyceten nach einem Punkt zusammen, nimmt ungefähr Kugelgestalt an, scheidet eine feste äußere Hülle ab und zerfällt in ihrem Innern in eine große Menge von runden Einzelzellen. Jede derselben ist imstande, unter passenden äußeren Bedingungen, wieder zu einem nackten, auf der Unterlage kriechenden Plasmaklümpchen zu werden. Es kommen also zweierlei Zustände bei den Schleimpilzen vor, und diese unterscheiden sich in ihrer Gestalt, in ihren Lebenserscheinungen und in ihrer Bedeutung für die Pflanze. Der „formlose" Zustand erfordert zu seiner Existenz eine gewisse Menge von Wasser, mineralischen und organischen Nährstoffen, sowie eine gewisse Temperatur. Die Nahrung wird assimiliert, das Plasmodium wächst. Im anderen Zustand erfolgen überhaupt keine sichtbaren Lebenserscheinungen, weder Wachstum noch Nahrungsaufnahme; völlig ausgetrocknet, behält aber das Protoplasma seine Fähigkeit, Plasmodien zu bilden, Monate, selbst Jahre lang bei. Wir nennen die Plasmodien den vegetativen Zustand des Schleimpilzes, die andere Form den fruktifikativen, speziell spricht man auch von einem „Sporangium", in dem die einzelnen Zellen als Sporen bezeichnet werden. Die Sporen erhalten also die Eigenschaften des Schleimpilzes in einer Zeit, die dem vegetativen Leben ungünstig ist, sie „pflanzen den Organismus fort". Die Fragen, die wir zu stellen und, soweit möglich, zu beantworten haben, sind: welche Ursachen bewirken das Erscheinen des vegetativen Zustandes, welche das der Fortpflanzung? Was für eine Bedeutung hat es für die Pflanze, daß der erstere keine bestimmte Gestalt hat, während der letztere eine solche besitzt?

Als zweites Beispiel wählen wir einen Pilz, der in den Exkrementen der Frösche angetroffen wird, den zu den Entomophthoreen gezählten Basidiobolus ranarum. Er ist eine heterotrophe Pflanze, bedarf also neben den üblichen Aschesubstanzen notwendig organischer Materie zu seinem Gedeihen. Eine vortreffliche Nährlösung liefert z. B. für ihn, wie für so viele Pilze, Pepton und Zucker, doch kommt er auch mit Pepton allein gut aus. Die gewöhnliche Form, in der Basidiobolus auftritt, ist eine zylindrische Zelle, deren Länge die Dicke oft um das Mehrfache übertrifft. Das Protoplasma ist niemals nackt; es ist immer von der Zellwand eingeschlossen. In jeder Zelle finden wir dann im Protoplasma den Zellkern, sowie eine oder mehrere Vakuolen. In der Nährlösung wächst die Zelle, sie wird länger und bildet schließlich in der Mitte eine Querwand, durch welche sie in zwei Zellen zerlegt wird. Zuvor hat sich auch der Zellkern in zwei Teile geteilt, die sich in den beiden „Tochterzellen" wiederfinden. Mit dem Wachstum ist also eine Teilung verknüpft, und obwohl die beiden entstandenen Zellen meist miteinander verbunden bleiben, so stellt doch jede für sich eine Lebenseinheit dar, jede besitzt alle Eigenschaften des Basidiobolus. Man kann sie demnach auch voneinander trennen; jede Zelle ist von der anderen ganz unabhängig und wächst für sich weiter, um sich später zu teilen. Das Wachstum erfolgt nun freilich nicht nur in einer Richtung, in der der Längsachse der Zelle, sondern es werden auch seitliche Auszweigungen gebildet (Fig. 47, I), die uns aber hier nicht weiter interessieren. Sorgt man dafür, daß die Zusammensetzung der Nährlösung sich nicht ändert, so geht Wachstum und Zellteilung unbegrenzt in gleicher Weise fort. Andrerseits kann man durch Veränderung in der Ernährung auffallend

anders aussehende Formen erzielen (Raciborski 1896). Wird in der Nährlösung die Konzentration stark erhöht, indem man etwa statt 10 Proz. Zucker 20 Proz. gibt, oder auch Kochsalz oder einen anderen mineralischen Bestandteil in einer Menge von 6—10 Proz. zusetzt, so wird das Längenwachstum gehemmt, die Zellen werden mehr kuglig, und die Teilungen erfolgen nicht mehr in rein querer Richtung, sondern vielfach auch schief (Fig. 46, I). Schließlich hört, insbesondere bei höherer Temperatur, die Zellteilung bei fortdauerndem Wachstum und bei weitergehender Kernteilung ganz auf, man erhält vielkernige Riesenzellen wie Fig. 46, II und III. Damit sind wir dann allerdings zu Formen gelangt, die nicht mehr normal sind, denn sie haben die Entwicklungsfähigkeit eingebüßt und können nicht mehr zur „normalen" Zellenform zurückkehren. Nicht minder auffallende aber doch „normale" Gestalten erzielt man durch qualitative Veränderung der Nährlösung, indem man Zucker als C-quelle beibehält, als N-quelle aber statt des Peptons Ammoniak oder verwandte Körper (Amine) wählt. Auch jetzt werden die Zellen mehr rundlich, und die Teilungen erfolgen unregelmäßig nach allen Richtungen des Raumes; weiterhin zeigt sich aber dann eine auffallende, mit Schichtung verbundene Wandverdickung (Fig. 46, IV), die sich an den Tochterzellen wiederholt. So ist dann die Einzelzelle schließlich nicht nur von der eignen Membran, sondern auch von der ihrer Mutterzelle und event. Urmutterzelle umschlossen. Aber die Membranen lösen sich allmählich auf, die Zellen werden frei, trennen sich voneinander und runden sich ab. Diese Wuchsform erinnert an die gewisser niederer Algen und soll deshalb auch wie bei diesen als „Palmella"form bezeichnet werden. Bei Konstanz der Ernährungsbedingungen kann Basidiobolus unbegrenzt in dieser Palmellaform weiterwachsen.

Fig. 46. Basidiobolus ranarum. Nach Raciborski (1896). *I* in 20% Glukoselösung gewachsen. *II* bei hoher Temperatur in 10% Glycerin kultiviert. *III* Riesenzellen bei gleicher Kultur; ohne Scheidewände, aber mit vielen Kernen. *IV* In Glukose und Ammonsulfat erwachsenes Palmellastadium.

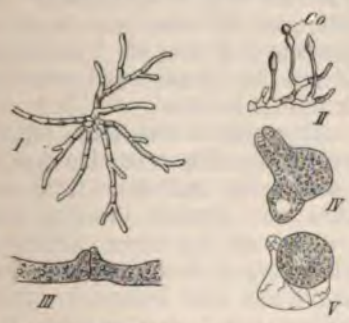


Fig. 47. Basidiobolus ranarum nach Eidam. *I* Junge verzweigte Keimpflanze, Vergr. 60. *II* Keimpflanze mit aufrechten Konidienträgern. *Co* Konidie, Vergr. 30. *III* Anlage der Zygote, Vergr. 250. *IV* Bildung der Zygote aus 2 Konidien, Vergr. 250. *V* Weiteres Stadium von *IV*, Vergr. 250.

Da jede Zelle physiologisch durchaus selbständig ist, so tritt bei jeder Teilung auch Fortpflanzung ein; wie bei vielen niederen Organismen ist das eigentlich vegetative Leben von der Fortpflanzung nicht zu trennen. Basidiobolus bildet aber auch noch Zellen aus, die speziell als Fortpflanzungsorgane ausgerüstet sind und nur diese eine Funktion haben, nicht gleichzeitig vegetativ tätig sind.

Kompliziert wird die Sache dadurch, daß zweierlei Fortpflanzungs-

organe auftreten. Die einen sind die sog. Konidien (Fig. 47, II). Sie entstehen in der Weise, daß am Ende einer aus dem Nährsubstrat herausgewachsenen Zelle sich eine kugelförmige Anschwellung bildet, in die fast alles Protoplasma nebst dem Kern einwandert. Schließlich wird diese Anschwellung durch eine Wand abgegliedert, und damit ist die Konidie fertig. Durch einen eigentümlichen Mechanismus wird sie dann weggeschleudert; ihre Bedeutung liegt nicht in einer Vermehrung des Pilzes, sondern in seiner Verbreitung, in der Uebertragung desselben in ein anderes Substrat. Ganz anders ist die Entstehung der anderen Fortpflanzungsorgane, die Zygosporen genannt werden. Zwei Zellen eines Fadens bekommen an der Scheidewand schnabelförmige Ausstülpungen, (Fig.47, III) und unter diesen wird die Scheidewand aufgelöst, so daß nun das Protoplasma der einen Zelle wenigstens seiner Hauptmasse nach in den Raum der anderen Zelle hinüberschlüpfen kann (IV, V). Darauf verschmelzen die Protoplasten, und umgeben sich mit einer sehr derben Membran, die bei solchen Sporen stets als Zeichen dafür betrachtet werden kann, daß die betreffende Zelle eine größere Periode der Ruhe durchmachen kann oder muß. Spät erst verschmelzen in der Zygospore die beiden Zellkerne. Die Zygosporenbildung ist ein Sexualprozeß einfachster Art, die Spore kommt durch Verschmelzung einer männlichen (der übertretenden) mit einer weiblichen Zelle zustande.

Also wir haben bei Basidiobolus geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane, und diese unterscheiden sich nicht nur nach den Vorgängen bei ihrer Entstehung, sondern auch nach den Bedingungen ihrer Bildung und nach ihrer Bedeutung für die Pflanze. Daß die Konidien nur außerhalb des Substrates entstehen, ist schon bemerkt, die Zygosporen dagegen entstehen nur im Substrat; beide Gebilde treten aber überhaupt nur dann auf, wenn eine gute Nährlösung anfängt erschöpft zu werden. Durch stetige Erneuerung der Nährlösung kann man die Bildung der Fortpflanzungsorgane ganz unterdrücken.

Basidiobolus ist demnach ein Organismus von höchst mannigfaltiger Gestalt und Entwicklung, und die an ihm beobachteten Verschiedenheiten nehmen unser größtes Interesse in Anspruch, weil sie in klarer Weise von der Außenwelt abhängen und deshalb willkürlich hervorgerufen werden können. Wir lernen an diesem Beispiel den gestaltbedingenden Einfluß äußerer Faktoren kennen.

Es ist nun nicht unsere Aufgabe, die ganze Stufenleiter pflanzlicher Gestalten, die zwischen einem einfachen Pilz und den höchst entwickelten Pflanzen besteht, hier zu schildern, und deshalb wollen wir an Basidiobolus sogleich als drittes und letztes Beispiel eine Blütenpflanze anschließen. Auch diese ist in ihren Anfängen weiter nichts als eine einfache Zelle (die Eizelle), deren Aehnlichkeit mit der Pilzzelle eine unverkennbare ist. Auch hier wächst die Zelle und teilt sich, aber nicht alle Tochterzellen behalten denselben Bau und die gleiche Funktion; deshalb sind sie auch nicht mehr gleichwertig untereinander und vermögen, nur wenn sie im Zusammenhang bleiben, zu existieren. Die Zellen, aus denen eine Blütenpflanze besteht, treten uns bei ihrer Betrachtung auch zunächst gar nicht vor Augen, vielmehr erkennen wir zuerst äußere Glieder an ihr, und in jedem einzelnen derselben weist dann erst eine mikroskopische Untersuchung die Zellen nach. Die äußere Gliederung aber tritt schon an dem Embryo, solange er noch in der Samenknospe lebt, auf, und sie äußert sich zunächst darin, daß zwei Pole sichtbar werden, von denen einer als

Wurzel, der andere als Sproß bezeichnet wird. Der Unterschied zwischen beiden zeigt sich am klarsten bei der Keimung, wo die Wurzel beim Verlassen des Samens senkrecht abwärts in den Boden eindringt, während der Sproß gerade die entgegengesetzte Richtung einschlägt. Genaue Ueberlegung der Verhältnisse, unter denen die Differenzierung dieser beiden Pole erfolgt, läßt aber erkennen, daß wir ihre Ursache *nicht* in *äußeren* Faktoren suchen dürfen, die bei Basidiobolus eine so bedeutende morphogene Rolle spielten; somit muß sie aus *inneren* Ursachen entspringen. Auch der weitere Gang der Entwicklung einer keimenden Blütenpflanze zeigt uns, daß hier innere Ursachen eine große Rolle spielen. Denn während die äußeren Verhältnisse völlig umgeändert bleiben, ändert die Pflanze selbst von Tag zu Tag ihre Gestalt. Die Wurzel wächst an der Spitze weiter und verlängert sich beträchtlich, aber sie bildet auch Seitenorgane aus, die der Hauptwurzel in allen wesentlichen Punkten gleichen. Der Sproß gliedert sich in Achse und Blätter und läßt Seitenzweige entstehen, die ebenfalls mit Blättern besetzt sind. Die Blätter, so verschieden sie auch an Gestalt sein mögen, stimmen doch gewöhnlich in stark einseitigem Wachstum überein, durch das sie zu dünnen, aber breiten Flächen werden; zudem sind sie durch das in ihren Zellen enthaltene Chlorophyll grün gefärbt. Sie ändern aber vielfach im Laufe einer Vegetationsperiode wesentlich ihre Gestalt: den typischen Laubblättern gehen einfachere Blattorgane voraus und ebenso folgen ihnen solche; der Zweig produziert abwechselnd Niederblätter und Laubblätter — oder er geht an seiner Spitze zur Bildung von Hochblättern und schließlich von Blüten über. In den Blüten aber werden die Organe der sexuellen Fortpflanzung erzeugt, die dann wieder zur Entstehung einer Keimpflanze führen. Und neben Sexualorganen finden wir bei tausenden von Blütenpflanzen auch Organe für vegetative Fortpflanzung.

Die Blütenpflanzen machen also einen „Entwicklungsgang“ durch, der wenigstens in gewissen Fällen mit der Keimung des Samens beginnt und mit der Bildung des Samens endet, und sich im Laufe von einem oder mehreren Sommern vollziehen kann. Wenn uns bei Basidiobolus in erster Linie die Abhängigkeit der verschiedenen Formen von äußeren Umständen ins Auge fiel, so tritt uns bei der Blütenpflanze zunächst etwas ganz anderes entgegen. Wir meinen den innigen Zusammenhang zwischen der Funktion der einzelnen Teile und ihrer äußeren und inneren Struktur. Wir wissen ja schon aus dem ersten Abschnitt, daß bei der höheren Pflanze nicht mehr alle Teile die gleiche Leistung vollführen, wie es bei einem einzelligen Organismus der Fall ist. Wir haben in der Wurzel das Organ erkannt, das aus dem Erdboden Wasser und lösliche Salze aufnimmt. Wir haben auch in den Wurzelhaaren die speziellen Werkzeuge dieser Stoffaufnahme aus dem Boden kennen gelernt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Haare durch ihre große Oberflächenentfaltung, durch ihre Verwachsung mit den Bodenpartikelchen, endlich durch Ausscheidung gewisser Substanzen zu dieser Stoffaufnahme auf das Beste geeignet sind. Die gewonnenen Stoffe werden zum Teil erst in den oberirdischen Organen der Pflanze gebraucht oder verbraucht, und so sehen wir besondere Leitstränge im Innern der Wurzel entwickelt, die mit den Leitsträngen des Sprosses in engster Fühlung stehen. Vor allem handelt es sich dabei um Tracheen, d. h.

Zellen, die den sonst wesentlichsten Inhalt, das Protoplasma, verloren haben und nur noch aus hohlen Röhren bestehen, in denen das Wasser hinströmt wie in den Röhren unserer Wasserleitungen.

Eine ganz andere Funktion hat das Laubblatt. Es ist der Träger des Chlorophyllfarbstoffes, durch den aus Kohlensäure Kohlehydrate gebildet werden. Dazu ist, wie wir bewiesen haben, das Sonnenlicht unentbehrlich. So sehen wir denn das Chlorophyll in einer dünnen Fläche dem Sonnenlicht exponiert; wir können die flächenförmige Gestalt des Blattes begreifen, als bedingt durch die Funktion.[1]) Wir verstehen, daß das Blatt eine so ganz andere Gestalt hat, als die Wurzel. Mit der Vergrößerung seiner Fläche steigt die Verdunstung. Dementsprechend ist das wasserleitende Gewebe im Blatt im exquisitesten Maße ausgebildet. Damit aber die Verdunstung nicht Dimensionen annehme, die dem Leben des Blattes schädlich werden könnten, existieren wieder zahllose Einrichtungen zum „Transpirationsschutz", auf welche schon früher hingewiesen wurde.

Wenden wir uns drittens zum Stengel, so ist er der Vermittler zwischen Blatt und Wurzel; er hat die von der Wurzel aufgenommenen Stoffe zum Blatt zu befördern und umgekehrt die im Blatt gebildeten Substanzen weiter zu leiten. Er hat aber auch die ganze Last des oberirdischen Pflanzenkörpers zu tragen, seine eigene sowohl, wie die der Seitenorgane. Und wenn wir da nicht an eine kleine, einjährige Draba verna, sondern an einen mehrhundertjährigen Eichbaum denken, so sehen wir ein, daß das Maß der Festigkeit des Stammes ein sehr bedeutendes sein muß. Nun hat ja jede Zelle allein vermöge der Spannung ihrer Membran durch den osmotisch wirkenden Zellsaft eine ziemliche Festigkeit. Diese schwankt aber mit der Wasserzufuhr, und an heißen Sommertagen ist diese Turgeszenzfestigkeit durch gesteigerte Transpiration schnell vernichtet. Alle umfangreicheren Landpflanzen haben dem entsprechend noch ein besonderes mechanisch wirksames Gewebesystem, die derbwandigen Sklerenchymzellen. Wir verdanken Schwendener (1879) den Nachweis, daß diese Sklerenchymmassen so angeordnet sind, wie sie ein geschulter Ingenieur anbringen würde, um mit geringem Materialaufwand eine große Leistung zu erzielen. Sie fehlen auch nicht den Blättern, den Wurzeln, aber sie sind dort anders verteilt, da diese Organe mechanisch anders in Anspruch genommen werden, als die Stämme.

Wir haben uns bei dieser Skizzierung[2]) auf die Vegetationsorgane beschränkt, haben auch bei ihnen nur einige der allercharakteristischsten Punkte herausgegriffen. Das Resultat aber, zu dem wir kommen, beansprucht ganz generelle Bedeutung: Wo wir hinblicken, sehen wir die Struktur der Glieder in vollkommener Weise ihrer Funktion „angepaßt". Kein Zweifel, daß auch die Zelle von Basidiobolus ihren Funktionen angepaßt ist, da aber dort alle Funktionen in einer Zelle vereinigt sind, so kennen wir die feineren Organe nicht, können deren Angepaßtsein nicht so im einzelnen

---

[1]) Sachs (1882) (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie S. 618 ff.) hat in sehr interessanter Weise ausgeführt, wie die wesentlichsten Organisationsverhältnisse der höheren Pflanzen durch das Chlorophyll bedingt sind.

[2]) Eine detaillierte Schilderung der Anpassungen im anatomischen Bau der Pflanzen, die nicht in den Bereich dieser Vorlesungen fällt, findet man bei Haberlandt (1896) Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Leipzig.

verfolgen. Man weiß nicht, worüber man mehr staunen soll — darüber, daß bei der höheren Pflanze eine so weitgehende „Differenzierung“ des Körpers, eine so sinnfällige „Arbeitsteilung“ eingetreten ist, oder darüber, daß eine einzelne Zelle im Grunde genommen dasselbe zu leisten vermag, wie der komplizierte aus Millionen von Zellen bestehende Apparat einer höheren Pflanze.

Die Arbeitsteilung hat aber auch noch eine Folge von weittragender Bedeutung für die differenzierte Pflanze, auf die wir an dieser Stelle aufmerksam machen wollen. Ob die zwei durch Teilung entstandenen Zellen von Basidiobolus vereinigt bleiben oder nicht, ist für sie völlig gleichgültig; ganz anders bei einer Blütenpflanze: hier sind die einzelnen Teile, die makroskopisch sichtbaren Glieder sowie die erst unter dem Mikroskop erkennbaren Zellen, einzeln gar nicht existenzfähig. Ein Blatt für sich genommen, etwa vom Sturm abgerissen, geht bald zugrunde — es kann zwar organische Substanz bilden, aber es verdorrt aus Wassermangel. Eine Wurzel kann zwar nach Entfernung des Sprosses noch Wasser und Nährsalze aus dem Boden nehmen, aber sie stellt bald ihr Wachstum ein, weil es ihr an organischen Baustoffen fehlt. Eine isolierte Sklerenchymfaser ist ebenso wie eine aus dem Organismus herausgelöste Trachee ein totes und sinnloses Gebilde. Nur in der Verbindung der Teile zum Ganzen können die Teile richtig funktionieren und das Ganze gedeihen. Damit sind also Beziehungen der Teile untereinander, Korrelationen konstatiert, die eine notwendige Folge der Arbeitsteilung sind. Die Korrelationen sind aber von viel größerem Einfluß auf die Gestalt der Pflanze, als man nach diesen Erörterungen glauben könnte.

Zahllose Korrelationen treten erst zutage, wenn man Glieder isoliert, wenn man Blätter, Stengel, Wurzeln von der Pflanze abtrennt und durch künstliche Mittel vor allzu raschem Zugrundegehen schützt. Dann zeigt sich die Fähigkeit der Regeneration, die Fähigkeit des Teiles, sich durch Ausbildung der fehlenden Organe zum Ganzen zu rekonstituieren. Die Wurzel bildet Sprosse, der Sproß Wurzeln, das Blatt Sproß und Wurzel. Die normale Pflanze verrät uns von dieser Befähigung der Glieder nichts, und doch muß sie auch in ihr schon geschlummert haben; nur die Beziehungen der Glieder untereinander können die einzelnen Organe daran verhindert haben, alle die Tätigkeiten auszuüben, zu denen sie befähigt sind. Durch die Korrelationen wird also das Wachstum und die Gestaltungskraft der Teile reguliert und so dem Dienste des Ganzen untergeordnet, daß eben die harmonische Ausgestaltung zustande kommt, die wir bei normalen Pflanzen zu sehen gewohnt sind. Und was für Wurzel und Sproß gilt, gilt nicht minder auch für die einzelnen Zellen. Ungezählte Legionen von Parenchymzellen sterben schließlich ab, nachdem sie eine gewisse Stufe der Entwicklung erlangt und sich eine Zeitlang auf ihr erhalten haben. Sie alle können durch Aufhebung der Korrelationen zur Bildung von allen möglichen Zellformen angeregt werden, und sie können dadurch ihre Lebensdauer zu einer unbeschränkten machen. Existierte diese Unterordnung der Zellen unter den Gesamtorganismus nicht, suchte jede Zelle all das zu bilden, was ihr möglich ist, so hätten wir keinen Organismus, sondern ein wildes Chaos vor uns, das zudem existenzunfähig wäre.

Die Blütenpflanze lebt also unter beständiger Veränderung ihrer

Gestalt, und die Organe, die sie hervorbringt, sind an die Funktion, die sie ausüben, nicht nur insofern angepaßt, als sie durch ihre Struktur zu spezifischen Leistungen befähigt sind, sondern auch dadurch, daß sie nicht alle Leistungen, zu denen sie befähigt wären, ausüben. Der ganze Entwicklungsgang der Pflanze von der Keimung des Samens bis zur Neubildung des Samens vollzieht sich auch bei konstanten äußeren Umständen, so daß wir letztere, wie bemerkt, nicht in dem Maße wie bei Basidiobolus für die Veränderung der Gestalt verantwortlich machen können. Dennoch ist dieser Entwicklungsgang von äußeren Faktoren mitbedingt, und zwar in doppelter Weise.

Wenn ein Same sich zur Keimpflanze weiterbilden soll, so bedarf er dazu zunächst einmal einer gewissen Menge von Wasser. Das ist selbstverständlich; denn wir haben gesehen, daß das Wasser ein absolut notwendiger Bestandteil des lebenstätigen Organismus ist. Da sich nun der Same in einem Zustande der Ruhe befindet und vollkommen lufttrocken ist, so muß er eben beim Uebergang zur Aktivität zuerst Wasser aufnehmen. Hat ein ruhender Pflanzenteil Wasser in sich gespeichert, so kann er ohne Wasserzufuhr von außen her seine Entwicklung beginnen. Es ist also nicht die Wasseraufnahme, sondern das Vorhandensein von Wasser eine notwendige Bedingung für das Wachstum, und genau dasselbe gilt für alle anderen Stoffe, die zum Wachstum nötig sind. Sie müssen aufgenommen werden, oder früher einmal aufgenommen worden sein, und insofern steht jedes Wachstum einer Pflanze in Abhängigkeit von der Außenwelt; diese ist aber, wie gesagt, selbstverständlich. Nicht so selbstverständlich ist der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung. Schon ein Blick auf die wiedererwachende Natur im ersten Frühjahr demonstriert die Bedeutung der Temperatur für die Vegetation. Experimente bestätigen das und zeigen, daß für jede einzelne Funktion einer Pflanze eine ganz bestimmte Abhängigkeit von der Temperatur existiert. Das Wachstum der Bohne beginnt z. B. erst, wenn die Temperatur eine Höhe von 9° C erreicht hat, es nimmt mit dem Steigen der Temperatur (bis zu 34°) zu, dann aber mit weiterem Steigen wieder ab, um bei 46° überhaupt zu erlöschen. Die drei Kardinalpunkte der Temperatur, Minimum, Optimum und Maximum, lassen sich für jeden Organismus nachweisen; die sehr verschiedene Lage dieser Punkte drückt das verschiedene Wärmebedürfnis der Organismen aus, das einen Hauptfaktor ihrer geographischen Verbreitung abgibt. Wenn gewisse Algen ihr Optimum in der Nähe von 0° haben, gewisse Bakterien zwischen 60 und 70°, so leuchtet ein, daß diese Organismen notwendigerweise auf ganz verschiedene Standorte angewiesen sind. — An diesem Beispiele von der Wirkung der Temperatur sehen wir, daß gewisse äußere Faktoren absolut notwendige Bedingungen für die Entwicklung der Pflanze darstellen, und das gilt nicht etwa nur für die höheren Pflanzen, sondern für alle Organismen. Man nennt diese Bedingungen „formale Bedingungen“ der Entwicklung und unterscheidet sie von den spezifisch gestaltbildenden (formativen) Einwirkungen der Außenwelt, die bei genauerem Zusehen auch bei höheren Pflanzen zu entdecken sind.

Wenn wir Pflanzen aus verschiedenen Familien betrachten, die zusammen einen extremen Standort bewohnen, so finden wir bei ihnen ein gemeinsames Gepräge; es drängt sich uns die Ueberzeugung

auf, daß sie diesem Standort angepaßt sind.[1]) So sind die Wüstenpflanzen, die mit Schwierigkeiten in der Wasserversorgung zu kämpfen haben, mit zahllosen Transpirationsschutzvorrichtungen versehen: sie haben eine geringe Oberfläche, indem sie die Blätter verkümmern lassen und die Assimilationsfunktion dem Stamm übertragen (Kakteen, Euphorbien); weiter verdicken sie die Kutikula, versenken die Spaltöffnungen und bedecken sich auf der Oberfläche mit Wachsschichten oder Haaren. Auf der anderen Seite sehen wir vielfach Einrichtungen bei ihnen, die eine möglichst ausgiebige Aufnahme des Wassers erlauben, wenn sich ihnen solches darbietet; vor allem pflegen sie ein mächtiges und tiefgehendes Wurzelsystem auszubilden.

Im schroffsten Gegensatz zu diesen „Xerophyten" stehen die „Hydrophyten" (Wasserpflanzen), ganz besonders die untergetauchten, auf deren Betrachtung wir uns hier zunächst beschränken.[2]) Sie können Wasser mit der ganzen Körperoberfläche aufnehmen und haben keine Transpirationsverluste zu befürchten. Dementsprechend tritt die Wurzel als wasseraufnehmendes Organ ganz zurück; wenn sie überhaupt vorhanden ist, so dient sie nur zur Befestigung im Boden; das wasserleitende Gewebe ist in starker Rückbildung begriffen; die Kutikula ist dünn und durchlässig; auch das mechanische Gewebe verschwindet oft ganz. Dafür aber haben die submersen Wasserpflanzen Schwierigkeiten in ihrem Gaswechsel. Sie können Gase nur aus dem umgebenden Wasser beziehen, und damit im Zusammenhang steht zweifellos die enorme Oberflächenvergrößerung der Blätter, die durch Ausbildung zahlloser feiner Zipfel erzielt wird. Besonders die im Schlamm versenkten Wurzeln und Rhizome müssen nun von oben her mit dem nötigen Sauerstoff versehen werden, und so erweisen sich die außerordentlich weiten Interzellularräume, die bei allen Hydrophyten auftreten, als nützlich — Spaltöffnungen dagegen, die bei Landpflanzen die normalen Eingangspforten für Gase darstellen, fehlen den untergetauchten Pflanzen ganz.

Diese wenigen Andeutungen mögen genügen, um zu zeigen, daß die Pflanzen an ihre äußere Umgebung *angepaßt* sind. Wir sind aber nicht berechtigt, daraus zu schließen, daß etwa die eigenartige Gestalt der Hydrophyten durch das Medium *verursacht* sei, in dem sie leben. Nun kennt man aber auch Gewächse, die sowohl auf dem Lande wie im Wasser leben können, die sog. amphibischen Pflanzen. Betrachten wir als Beispiel das bekannte Polygonum amphibium, so zeigt sich „Landform" und „Wasserform" in auffallender Weise verschieden. Im Wasser erzeugt das Rhizom lange, schief aufsteigende Stengel, die oben einige langgestielte Blätter tragen, deren herzförmig-breitlanzettliche, lederartige Spreite auf dem Wasserspiegel schwimmt; die ganze Pflanze ist kahl und glatt. Auf dem Lande wachsen die Stengel aufrecht, die Blätter sind schmal-lanzettlich, *gar nicht gestielt*, runzlich und teilweise behaart. *Wasserform und Landform kann aber gleichzeitig aus zwei Zweigen eines und desselben Rhizoms erzogen werden.* Bei Ranunculus aquatilis hat die Wasserform außerordentlich feinzerteilte Blätter und lange Internodien, die Landform kurze Internodien und breitere Blattzipfel; ganz besonders auffallend aber sind die anatomi-

[1]) Man vgl. Volkens (1887); Goebel (1889/93) **1**, 25; **1**, 149; **2**, 3; Kerner (1891) u. s. f.

[2]) Man vgl. Askenasy (1870), Schenck (1886), Goebel (1893) **2**, 215.

schen Unterschiede zwischen den Wasserblättern und den Landblättern: die Landblätter sind straff, tragen Spaltöffnungen und haben ihr Assimilationsgewebe dorsiventral angeordnet; die Wasserblätter sind schlaff, haben keine Spaltöffnungen, und das Assimilationsgewebe ist radiär. Man kann aber auch bei dieser Pflanze einen Stengel der Landform durch Kultur in Wasser direkt in die Wasserform überführen.

Wenn damit klar bewiesen ist, daß das Wasser selbst eine gestaltende Kraft auf die Pflanze ausübt und direkt eine „Anpassung" herbeiführt, so werden wir dazu gedrängt, anzunehmen, daß auch in anderen Fällen, also auch bei Wasserpflanzen, die keine Landform mehr erzeugen können, und bei Xerophyten, die auch bei reichlicher Wasserversorgung ihren Habitus nicht aufgeben, eine direkte Wirkung des Außenmediums vorliegt, die aber nicht im Entwicklungsgang des einzelnen Individuums sich vollzieht, sondern die im Laufe der Entwicklung der Art aufgetreten ist und nun fixiert erscheint. Wir kommen so ganz unwillkürlich dazu, die Arten als veränderlich und manche ihrer Charaktere als vererbte Anpassungen zu betrachten.

Formative Erfolge der Außenwelt sind in Menge konstatiert, man darf aber nicht glauben, die Pflanze reagiere auf alle Faktoren mit Anpassungen, also zweckmäßig. Wir verzichten darauf, eine solche Reaktion auf einen äußeren Einfluß, die ohne sichtbaren Nutzen für die Pflanze erfolgt, hier noch anzuführen, da wir schon in der Palmellabildung bei Basidiobolus ein ausgezeichnetes Beispiel dafür kennen gelernt haben. Es ist freilich oft nicht ganz leicht, zu entscheiden, ob eine Gestaltsveränderung als Anpassung oder als „Produkt eines blindwirkenden Mechanismus" (Berthold 1898) zu deuten ist, und je nach der Stellung, die sie zu gewissen allgemeinen Fragen einnehmen, sind manche Botaniker geneigt, überall Anpassungen zu suchen und zu finden, während anderen die Aufdeckung eines „blinden Mechanismus" mehr Befriedigung gewährt. Im letzteren Fall wandelt man ja den Weg des Physikers und Chemikers und sieht in den Organismen dieselben Kräfte wirken wie in der anorganischen Welt. Konstatiert man dagegen „Anpassungen", so bleibt eine Hauptfrage immer ungelöst: „ja warum reagiert denn die Pflanze zweckmäßig?" Sie erinnert da fast an einen intelligenten Organismus, und die Lösung des Problems scheint unerreichbar.

Damit sind wir nun aber an eine Frage von fundamentaler Bedeutung gekommen, an die Frage nämlich, ob auf organischem Gebiet die Geschehnisse denselben Kräften entspringen, den gleichen Gesetzen folgen, wie auf anorganischem, oder ob wir hier besondere Verhältnisse anzunehmen haben. Blicken wir, ehe wir den Versuch machen, diese Alternative zu entscheiden, zurück auf das, was unsere exemplifikatorische Behandlung des Problems der pflanzlichen Gestaltung in dieser Hinsicht lehrt. Wohin wir auch schauen, überall drängt sich uns die Wahrnehmung auf, daß jede Veränderung an einem Organismus ein verwickelter Vorgang ist, der niemals durch eine einzelne, sondern stets durch eine Mehrzahl von Ursachen bedingt ist. Dadurch werden aber die Erscheinungen ganz außerordentlich kompliziert, und die Wahrscheinlichkeit, sie je mathematisch-mechanisch darstellen zu können, wird recht gering, wenn wir an gewisse Erfahrungen in anderen Wissenschaften denken. Bekanntlich kann die Astronomie mit größter Genauigkeit die Bahn eines Körpers be-

rechnen, der sich nach dem Anziehungsgesetz um einen zweiten Körper bewegt; kommt aber noch ein dritter Körper hinzu, der die Bahn des ersten beeinflußt, so kann diese zwar empirisch immer noch recht genau festgestellt werden, sie ist aber streng mathematisch nicht mehr zu behandeln. Wenn wir dann auf die meteorologischen Erscheinungen hinweisen, so zweifelt niemand daran, daß sie nach einfachen physikalischen Gesetzen sich vollziehen; sie sind demnach auch im Prinzip vollständig verständlich, aber eine Erklärung im einzelnen, oder eine Berechnung eines meteorologischen Zustandes im voraus, wird wohl nie erzielbar sein. Wenn also in einer Wissenschaft nur das für erklärt gilt, was in Mechanik aufgelöst ist, dann wäre es geradezu vermessen, hoffen zu wollen, daß wir zu einer physikalischen Erklärung des Lebens je gelangen könnten. Aber wir könnten wenigstens, wie die Meteorologie, zu einem prinzipiellen Verständnis gelangen. Allein es gibt auch in der unbelebten Natur genug der Erscheinungen, die einer Rückführung auf mechanische Ursachen spotten, so vor allen Dingen alle Qualitätserscheinungen. Die Eigenschaften der Elemente sind unbegreiflich und unerklärbar; noch unbegreiflicher aber ist es, daß die Verbindungen neue Eigenschaften annehmen, die man nicht aus der Kombination der Elementeigenschaften herleiten kann. Wir können nun durchaus nicht behaupten, die Eigenschaften der belebten Materie seien prinzipiell von denen der unbelebten verschieden, wir können nur sagen, das Verständnis ist uns für beide gleichmäßig verschlossen. Es kann sich also überhaupt nicht um eine mechanische Erklärung des Lebens handeln, höchstens um eine physikalisch-chemische (Albrecht 1901).

Manche Erscheinungen, die wir kennen gelernt haben, legen es uns aber nahe, einen Vergleich der Organismen nicht nur mit komplexen Erscheinungen der unbelebten Welt, sondern auch in einer anderen Richtung zu ziehen. Wir können ja beim Geschehen an der Pflanze immer innere und äußere Ursachen unterscheiden; nur wenn beide zusammenwirken, kommt die Entwicklung oder eine andere Leistung zustande (Cl. Bernard, 1878). Betrachten wir z. B. die Keimung einer Bohne! Dieselbe findet nur statt, wenn gewisse äußere Faktoren gegeben sind: es muß eine gewisse stoffliche Beschaffenheit des Mediums vorliegen, in dem die Entwicklung stattfinden soll, es muß Wasser und Sauerstoff vorhanden sein; ferner muß eine passende Temperatur herrschen; in späteren Stadien wenigstens muß auch für genügende Beleuchtung gesorgt sein. Die Mitwirkung der inneren Faktoren dagegen sehen wir daran, daß dieselben äußeren Bedingungen an einem äußerlich nicht veränderten, aber durch lange Aufbewahrung getöteten Samen keine Entwicklung hervorrufen können, ferner daran, daß aus dem Bohnensamen immer eine Bohne, aus dem Erbsensamen dagegen eine ganz anders gestaltete Pflanze hervorgeht. Irgend eine dieser vielen Ursachen als Hauptursache des Geschehens herauszugreifen, ist immer willkürlich.

Auch in unseren Maschinen kommt die Leistung nur durch Wechselwirkung zwischen inneren und äußeren Ursachen zustande. Die spezifische Leistung der Maschine hängt von der Anordnung ihrer Teile ab, und nur wenn diese Teile planmäßig ineinander greifen, können sie richtig funktionieren. Soll aber die Maschine Arbeit leisten, so dürfen die äußeren Faktoren nicht fehlen, es muß z. B. in der Dampfmaschine der Dampf mit einer gewissen Spannung in den Kolben

eintreten. Man hat deshalb sehr häufig die Organismen mit den Mechanismen verglichen, und dieser Vergleich trifft auch weiter noch zu, wenn man die Bedeutung jedes einzelnen Faktors für die Arbeitsleistung betrachtet. In der Pflanze wie in der Maschine kann man einmal solche Faktoren unterscheiden, die direkt die Energie für die geleistete Arbeit liefern, und daneben andere, die man als Auslösungen bezeichnen kann. Die Oeffnung des Hahnes, der den Dampf in die Maschine einströmen läßt, ist eine solche Auslösung; ebenso das Abdrücken eines Gewehres. In beiden Fällen steht der Fingerdruck, der aufgewendet werden muß, in gar keinem Verhältnis zu der Arbeitsleistung im Mechanismus; er löst nur eine präexistierende Energie aus, er läßt vorhandene Energie Arbeit leisten. Die Arbeit wird im einen Fall von der Spannung des Dampfes, im anderen zunächst von der Feder des Gewehrs und dann von der chemischen Spannkraft des Pulvers getan. In der Pflanze sind nur wenige Fälle bekannt, in denen ein äußerer Faktor direkt die Energie für das Geschehen liefert, z. B. das Sonnenlicht bei der CO_2-assimilation, der Zucker bei der Ernährung der heterotrophen Pflanzen; in weitaus den meisten Fällen wirkt die Außenwelt nur auslösend — als „Reiz" wie man zu sagen pflegt (Pfeffer, 1893) — und die Arbeit wird durch Energien getan, die im Pflanzeninnern gespeichert sind. Besonders häufig kommt es in der Pflanze vor, daß eine ausgelöste Bewegung eine zweite auslöst etc., und daß so zwischen der sichtbaren Auslösung und dem sichtbaren Erfolg eine ganze Kette von Zwischenreaktionen liegt, ähnlich wie beim Gewehr zwischen dem Abdrücken und dem Einschlagen der Kugel ins Ziel. Die Pflanze ist also in gewissem Sinn „geladen"; sie ist vorbereitet, auf einen Anstoß hin ihre eigene potentielle Energie in Bewegung umzusetzen.

Eine weitere sehr wichtige Uebereinstimmung der Organismen und der Mechanismen liegt dann in der Selbstregulation. Wie in der Dampfmaschine ein zu beschleunigtes Tempo selbsttätig die Geschwindigkeit der Maschine herabsetzt, so finden wir beim Organismus auf Schritt und Tritt Regulationen; es sei z. B. an die Bemerkungen erinnert, die wir (S. 222) über die Diastaseproduktion gemacht haben.

Aber es fehlt auch nicht an Unterschieden zwischen Organismus und Mechanismus. Da ist zunächst die größere Komplikation des Organismus anzuführen, in der natürlich keine prinzipielle Schwierigkeit für den Vergleich liegt. Wenn wir den Organismus mit einem geladenen Gewehr verglichen haben, so müssen wir jetzt hervorheben, daß dieser Vergleich eben doch nur einen schwachen Einblick in das Wesen des Organismus gibt. Beim Gewehr existiert nur eine einzige Auslösung und eine einzige Reaktion; der Organismus aber ist auf zahllose Auslösungen bereit, die allerverschiedensten Reaktionen zu geben. — Eine wichtigere Differenz liegt darin, daß eine Hauptleistung der pflanzlichen Maschine ihr eigner Aufbau, ihre eigne Entwicklung und Fortpflanzung ist, während Maschinen, die wachsen und sich vermehren, noch zu erfinden wären. — Endlich wissen wir, daß die Maschine deshalb zweckmäßig arbeitet, weil sie von einem denkenden Wesen konstruiert ist; woher aber die Zweckmäßigkeit des Organismus kommt, darüber gibt es nur Vermutungen.

Ziehen wir das Fazit aus unseren Betrachtungen, so müssen wir sagen: die Ursachen des Lebens sind noch vollkommen ungelöst. wir kennen weder Stoffe noch Kräfte, aus deren Eigenschaften wir

das Leben begreifen könnten; ebensowenig vermögen wir aber etwa nachzuweisen, daß andere Stoffe, andere Kräfte im Organismus tätig seien, als in der unbelebten Welt. Bei dieser Konstatierung unseres „Ignoramus" sollte unserer Meinung nach der Naturforscher stehen bleiben, denn die Aufstellung von Hypothesen, gerade bei so generellen Fragen, kann zu leicht die Naturwissenschaft schädigen. Wer davon überzeugt ist, daß die Organismenwelt weiter nichts ist als eine Summe von komplizierten chemischen und physikalischen Vorgängen, der wird nur zu leicht sein Auge gegenüber solchen Vorkommnissen verschließen, die eben nicht in seine Theorie passen; wer dagegen von vornherein weiß, daß das Wesen des Organismus erst dann beginnt, wenn Physik und Chemie aufhört, der neigt dazu, die mühselige exakte Forschung überhaupt aufzugeben und am Schreibtisch die bequemer zugänglichen Früchte der Spekulation zu ernten.[1])

Durch die oben besprochenen Beispiele wird einigermaßen klar geworden sein, welche Fragen uns in den folgenden Vorlesungen zu beschäftigen haben. Heute wollen wir nur noch untersuchen, ob es denn überhaupt berechtigt ist, wenn ein Hauptabschnitt der Physiologie sich mit der „Form" der Pflanze befaßt, und wenn diese „Form" in einen gewissen Gegensatz gestellt wird zum „Stoff" und zur „Energie". Wenn man die Einleitung der berühmten Abhandlung „über Stoff und Form" von J. Sachs (1880) liest, wird man unser Vorgehen etwas bedenklich finden. Sachs sagt nämlich, „die pflanzliche Morphologie leide vielfach an dem Uebelstande, daß sie die Formen der Pflanzen ohne jede Rücksicht auf ihre materielle Beschaffenheit betrachte". „Eine Berücksichtigung der materiellen Beschaffenheit der Organe" ist aber unbedingt notwendig, „denn nur in dieser können die Ursachen ihrer Formen gesucht werden". „Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Kristalls der notwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einfluß ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äußerliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen."

So verdienstvoll gerade die Bemühungen waren, die Sachs in dieser Abhandlung aufgewendet hat, um einer „kausalen Morphologie" zum Durchbruch zu verhelfen, so können wir die in den zitierten Sätzen ausgesprochenen Anschauungen doch nicht vollkommen teilen. Wir können nicht finden, daß es Sachs oder irgend einem anderen Forscher gelungen sei, die Form eines Organes auf seine materielle Beschaffenheit zurückzuführen, und wenn wir die Verhältnisse der unbelebten Natur ins Auge fassen, so müssen wir sagen, es ist wenig wahrscheinlich, daß etwas Derartiges in Zukunft gelingen dürfte. Für zahlreiche chemische Verbindungen sind ja bestimmte Formen, Kristallformen, charakteristisch; vielfach dienen diese Formen auch zur Unterscheidung verschiedener Körper. Daneben kann aber doch auch dieselbe Form aus differentem Material aufgebaut sein. Es ist darum im höchsten Grade gewagt, die Blattform z. B. auf einen besonderen, noch unbekannten Stoff zurückführen zu wollen, noch gewagter, die Formen verschiedener Blätter aus Differenzen bestimmter Stoffe herleiten zu

[1]) An Literatur über die Frage nach der Möglichkeit der Erklärung des Lebens nennen wir: Albrecht (1901), Bütschli (1901), Claussen (1901), Driesch (1901), Hertwig (1897 u. 98), Nägeli (1860), Reinke (1901), Wolff (1902).

wollen. Aber selbst wenn das einmal möglich sein sollte, so müßten wir doch, so gut wie es in der Mineralogie geschieht, der Form der Pflanze eine besondere Betrachtung zugestehen; denn wenn auch nachgewiesen wäre, daß eine bestimmte Form die Folge einer bestimmten stofflichen Beschaffenheit sei, so wüßten wir doch nicht, warum sie das ist, so wenig uns bekannt ist, warum Kalkoxalat mit 3 Mol. Wasser tetragonal, mit 1 Mol. Wasser monosymmetrisch kristallisiert. Heutigen Tages also, wo eine Ableitung der Form aus der chemischen Beschaffenheit noch ganz unmöglich ist, erscheint uns der Abschnitt „Formwechsel" erst recht notwendig.

Es ist freilich der Formwechsel weder von dem dritten Abschnitt der Physiologie, dem „Energiewechsel", speziell den Bewegungserscheinungen, noch von der Morphologie scharf zu trennen. Dennoch schien uns diese Abgrenzung auch aus praktischen Gesichtspunkten passend, da eine ganze Reihe von Lebenserscheinungen, vor allem die Fortpflanzung, Vererbung, Artbildung so in den natürlichsten Zusammenhang mit anderen Gestaltungsvorgängen kommen, während sie bei Zweiteilung des Stoffes entweder gar nicht behandelt zu werden pflegen oder im Anhang erscheinen. Das entspricht aber nicht ihrer Bedeutung für die Pflanze.

Wir werden im folgenden zunächst zu untersuchen haben, wie sich Wachstum und Gestaltung bei Konstanz der äußeren Faktoren vollzieht (Vorl. 21—23); dabei lernen wir die Wirkungen der inneren Ursachen des Wachstums kennen, ohne in diese selbst einen näheren Einblick zu gewinnen, und wir erfahren gleichzeitig, was eigentlich Wachstum und Gestaltung ist. Sodann besprechen wir den Einfluß der wichtigsten äußeren Faktoren auf das Wachstum (Vorl. 24—26). Den Schluß bilden Betrachtungen über den tatsächlichen Entwicklungsgang der Pflanze, der aus dem Zusammenwirken von inneren und äußeren Faktoren resultiert.

Literatur zu Vorlesung 20.

Albrecht. 1901. Biolog. Cbl. **21**, 97.
Askenasy. 1870. Botan. Ztg. **28**, 193.
Bernard, Cl. 1878. Leçons sur les phénomènes de la vie etc. Paris.
Berthold. 1898. Unters. zur Physiologie der pflanzl. Organisation **1**. Leipzig.
Bütschli. 1901. Mechanismus u. Vitalismus. Leipzig.
Claussen, J. 1901. Jahrb. d. hamburg. wiss. Anstalten **18**.
Driesch. 1901. Die organischen Regulationen. Leipzig.
Goebel. 1889—1893. Pflanzenbiolog. Schilderungen. Marburg.
Hertwig. 1897. Mechanik und Biologie. Jena.
— 1898. Die Zelle u. die Gewebe, 2. Buch, Kap. 5. Jena.
Kerner. 1891. Pflanzenleben. Leipzig u. Wien.
Nägeli. 1860. Beitr. z. wiss. Botanik **2**, 46.
Pfeffer. 1893. Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte).
Raciborski, M. 1896. Flora **82**, 107.
Reinke. 1901. Einl. in die theoretische Biologie. Berlin.
Sachs. 1880. Stoff u. Form der Pflanzenorgane. Arb. Würzburger Instit. **3**, 452. (Ges. Abh. **2**, 1159.)
Schenck, H. 1886. Biologie d. Wassergewächse. Bonn.
Schwendener. 1879. Das mechanische Prinzip im anat. Bau d. Monocotylen. Leipzig.
Volkens. 1887. Flora d. ägypt.-arab. Wüste. Berlin.
Wolff, G. 1902. Mechanismus u. Vitalismus. Leipzig.

Vorlesung 21.

Das Wachstum der Zelle.

Die einfachst organisierten Pflanzen sind einzelne Zellen; in den kompliziertesten weist uns das Mikroskop wiederum Zellen und deren Derivate als die Bausteine nach, aus welchen der ganze Körper sich zusammensetzt. Somit hat die Zelle eine generelle Bedeutung bei den Pflanzen (wie auch bei den Tieren), und man kann sie als den Elementarorganismus bezeichnen. Wenn wir also Wachstum und Gestaltung der Pflanze untersuchen wollen, so werden wir ganz naturgemäß mit der Zelle unsere Betrachtungen beginnen. Wir setzen dabei voraus, daß alle für die pflanzliche Entwicklung notwendigen Bedingungen erfüllt, und daß die maßgebenden äußeren Faktoren in konstanter Größe gegeben seien.

Was haben wir nun Wachstum, was Gestaltung zu nennen? Die wachsende Zelle vergrößert sich; das fällt einmal zunächst in die Augen. Aber nicht jede Vergrößerung beruht auf Wachstum. Legt man z. B. einen Samen in Wasser, so sieht man ihn bald in lebhafter Größenzunahme, die von der Vergrößerung seiner einzelnen Zellen herrührt. Sie beruht aber lediglich auf der Einlagerung von Wasser in die organische Substanz, also auf einem Prozesse, den wir als Quellung bezeichnet haben. Legen wir den gequollenen Samen an die Luft, so gibt er durch Verdunstung das eingesogene Wasser wieder ab und kehrt auf die ursprüngliche Größe zurück. Bringen wir eine Algenzelle, die in Rohrzucker plasmolysiert wurde (Vorl. 2), in Wasser, so vergrößert auch sie sich durch Wasseraufnahme. Die Art und Weise der Wasseraufnahme unterscheidet aber diesen Prozeß von der Quellung. Das Wasser wird ganz überwiegend in die Vakuole aufgenommen, nicht wie bei der Quellung zwischen die Teilchen der Wand und des Protoplasmas. Gemeinsam aber ist dieser Größenzunahme durch Turgor und Quellung der Umstand, daß sie reparable Veränderungen vorstellen, während wir von einem Wachstum nur dann reden, wenn die Vergrößerung eine dauernde ist. Dabei pflegt meistens mit der „Vergrößerung" eine Volumzunahme Hand in Hand zu gehen, doch gibt es auch Fälle, in denen mit der Zunahme des einen Durchmessers die Abnahme eines anderen verknüpft ist. Im letzteren Fall kann die Verlängerung auch ohne Volumänderung vor sich gehen; trotzdem sprechen wir, wenn es sich um eine bleibende Aenderung handelt, auch dann von Wachstum.

Von „Gestaltung" könnte man schon insofern reden, als eben der Organismus Zellen bildet, als die Zelle eine spezifische Gestalt der Lebewesen ist. Bei dieser Fassung des Begriffes „Gestaltung" wäre dieselbe aber kein Vorwurf für die Wissenschaft. Die Ursachen der Zellbildung können wir ja nicht ermitteln, weil wir nichtzelluläre Organismen[1]) nie gesehen haben; nur aus theoretischen Gründen setzen wir deren frühere (oder auch jetzige) Existenz voraus und betrachten sie als einfachere Vorläufer der Zelle. — Wenn wir aber

[1]) Nichtzelluläre Organismen wären solche, denen die wesentlichen Teile der Zelle Protoplasma und Kern fehlen; in anderem Sinne wird das Wort „nichtzellulär" von Sachs gebraucht (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie).

bei „Gestaltung“ an Gestaltsveränderung denken, dann bekommen wir einen Begriff, mit dem sich weiter operieren läßt. Eine Gestaltsveränderung kann sowohl bei der Quellung wie bei osmotischer Vergrößerung und schließlich auch beim Wachstum eintreten. Alle diese Prozesse können aber auch ohne eine Gestaltsveränderung vor sich gehen; denn wenn der Körper einfach größer geworden ist, dabei aber seine Proportionen nicht geändert hat, so wollen wir das nicht als Gestaltsveränderung bezeichnen.

Die wichtigsten Bestandteile der Zelle und ihre Anordnung haben wir schon bei anderer Gelegenheit (Vorl. 1) kennen gelernt. Von ihnen interessieren uns jetzt nur zwei, das Protoplasma und die Zellhaut, und wir werden deren Wachstum und Gestaltung getrennt zu behandeln versuchen. Wir beginnen mit dem Protoplasma, das ja die lebende Substanz katexochen ist und dementsprechend bei weitem die größte Wichtigkeit in unserer Frage beansprucht. Aber leider sind unsere Kenntnisse über das Wachstum des Protoplasmas ganz außerordentlich dürftige, sie beschränken sich eigentlich auf die einfache Konstatierung der Tatsache des Wachstums. Wir können bei manchen Zellen direkt unter dem Mikroskop beobachten, daß das Protoplasma sich vermehrt, so daß es unter Umständen schon nach 20 bis 30 Minuten in verdoppelter Menge da ist. Aber wie das Protoplasma aus den Nährstoffen gebildet wird, das wissen wir nicht. Wir können nur sagen, daß es sich hier um einen Assimilationsprozeß handelt, genauer gesagt, um den Assimilationsprozeß (vgl. Driesch 1901). Denn was wir bisher als „Assimilation“ bezeichnet haben, das waren relativ einfache Synthesen organischer Substanzen: das Chlorophyllkorn erzeugt z. B. Kohlehydrate; die Kohlehydrate aber sind ihrem Erzeuger nicht viel ähnlicher, als es die Kohlensäure war; denn es fehlt ihnen vor allem eine wichtige Eigenschaft des Chloroplasten: das Leben. Von Assimilation im eigentlichen Sinne des Wortes kann man aber nur dann reden, wenn der Stoff in den lebenden Zustand übergeführt wird, und das ist es eben gerade, was beim Wachstum des Protoplasmas eintritt: es wird neues Protoplasma gebildet. Mehr als irgend ein anderer Vorgang ist deshalb das Wachsen des Protoplasmas für den Organismus charakterisch. Wenn ein Kristall wächst, dann findet sich seine Substanz schon gelöst in der Mutterlauge, das Protoplasma dagegen bildet sich selbst aus anderen Stoffen, aber freilich stets nur im Anschluß an schon vorhandenes Protoplasma. Uebrigens sind wir zurzeit nicht einmal annähernd imstande, diesen Prozeß zu verfolgen, da wir ja gar nicht genau wissen, was eigentlich das Protoplasma ist.

Das neugebildete Protoplasma muß nun auf irgend eine Weise mit dem schon vorhandenen verbunden werden. Es kann sich, kurz gesagt, an dasselbe anlagern oder zwischen dessen Teilen einlagern. Aber auch die Frage: „wo wächst das Protoplasma?“ können wir noch absolut nicht beantworten, sie führt uns sofort auf ein anderes noch nicht definitiv gelöstes Problem, auf die Frage nach dem feineren Bau des Protoplasmas. Je nach der Stellung, die man da zu den verschiedenen „Theorien“ nimmt, wird man sich auch über das Wachstum des Protoplasmas verschiedene Vorstellungen bilden können. Wir haben keine Veranlassung, den Erörterungen, die das Problem schon häufig gefunden hat, zu folgen, denn keine von ihnen

hat sich allgemeiner Anerkennung zu erfreuen; auch vermag uns keine einen tieferen Einblick in das Wesen des Protoplasmas zu geben. — Und was vom Protoplasma im ganzen gilt, das gilt auch von seinen Organen, dem Zellkern, den Chromatophoren: wir sehen, daß sie wachsen, wir wissen aber nicht, wo und wie sie wachsen.

Von der Besprechung der Gestaltung des Protoplasmas können wir hier absehen, denn meistens hat es gar keine bestimmte Gestalt. Es ist eine zähe Flüssigkeit, deren Form häufig durch äußere Kräfte bestimmt wird. Nur wenn die Hautschicht eine feste Konsistenz annimmt, kann von einer aktiven Gestaltung gesprochen werden. Die Fälle, in denen das zutrifft, treten aber zurück gegen die anderen, in denen dem Plasma eine solche Eigenschaft nicht zukommt.

Viel besser als über das Protoplasmawachstum, aber auch noch unvollständig, sind wir über das Wachstum der Zellmembran orientiert. Der prinzipielle Unterschied zwischen Protoplasma und Zellmembran kann nicht deutlicher ausgedrückt werden, als wenn wir sagen: eine Neubildung von Protoplasma findet nur im Anschluß an schon vorhandenes Protoplasma statt, dagegen kann sich eine Zellwand auch da bilden, wo zuvor keine war; die Bildung der Zellwand hängt vom Vorhandensein von Protoplasma, aber nicht von dem einer anderen Zellwand ab; das Protoplasma erzeugt sich selbst, die Zellwand wird vom Protoplasma erzeugt. Diese Abhängigkeit der Zellwand vom Protoplasma tritt uns schon bei ihrer ersten Anlage vor Augen und mit dieser ersten Wandbildung wollen wir zunächst beginnen (Strasburger 1898). Bei vielen Algen und Pilzen kommt eine sog. Schwärmsporenbildung vor. Dabei zieht sich im einfachsten Fall (Fig. 48) der gesamte Inhalt der Zelle von der Membran zurück, tritt schließlich durch einen Riß der Wand in das umgebende Wasser und bewegt sich dort als unbehüllte, nackte „Schwärmspore". Nach einiger Zeit hört die Bewegung auf, die Schwärmspore setzt sich fest und erhält eine neue Zellmembran. Diese wird auf der Außenseite der Plasmahautschicht ausgeschieden. Auch in anderen Fällen sieht man die Zellhaut durch Ausscheidung entstehen; aber das trifft nicht überall zu, denn anderwärts hat man ebenso sicher feststellen können, daß die Membran durch Umbildung von Protoplasma entsteht, daß z. B. ganze Plasmastränge in Zellhaut verwandelt werden. Es müßten bei diesem Prozeß, wenn wirklich die so entstehenden Zellhäute die gleiche Beschaffenheit haben wie die durch Ausscheidung gebildeten, Kohlehydrate aus dem Protoplasma abgespalten werden, stickstoffhaltige Reste sich zurückziehen. Es könnten aber auch diese Zellwandmassen, die gewissermaßen durch Erstarrung des Plasmas zustande kommen, eine kompliziertere chemische Zusammensetzung haben; das ist nach Correns (1898) in der Tat der Fall. Die Zellhautbildung durch Ausscheidung ist offenbar viel verbreiteter als die durch Umwandlung.

Fig. 48. Oedogonium. *A* Zwei Zellen, deren Inhalt zu Schwärmsporen umgewandelt ist, *B* freie Schwärmspore, Vergr. 350. Nach Pringsheim aus „Bonner Lehrbuch".

Auch künstlich kann man eine Neubildung von Zellhaut herbeiführen. So entsteht z. B. auf der Oberfläche des Protoplasten in plasmolysierten Zellen unter geeigneten Umständen eine neue Haut; ebenso können sich durch mechanische Mittel isolierte Plasmateile häufig (z. B. bei den Siphoneen) mit Membran umgeben.

Die Mehrzahl der Zellhäute hat nun, unabhängig von ihrer Entstehung, die Fähigkeit, zu wachsen; sie vergrößern sich sowohl in der Fläche wie in der Dicke, man spricht also von einem Flächenwachstum und einem Dickenwachstum der Zellwand. Anfangs pflegt das Flächenwachstum, später das Dickenwachstum zu überwiegen, und oft dauert das letztere noch lange fort, wenn das erstere beendet ist. Obwohl diese beiden Wachstumsprozesse zeitlich vielfach zusammenfallen und ineinander greifen, so wollen wir sie doch einer möglichst getrennten Behandlung unterwerfen. Wir beginnen mit dem Flächenwachstum, das uns auch von dem Gesichtspunkte der „Gestaltung" aus interessiert, denn die Gestalt der fertigen Zelle ist bedingt durch die Art des Flächenwachstums ihrer Membran. Gestaltsveränderungen der Zellen, die nur durch Turgor bedingt sind, also rückgängig gemacht werden können, haben wir schon kennen gelernt (Spaltöffnungen; S. 50), und wir kommen an anderer Stelle auf sie zurück.

Suchen wir also zunächst Einblick in die verschiedenen Arten des Flächenwachstums zu gewinnen! Nur wenige Zellen sind bekannt, bei denen das Flächenwachstum ein allseitig gleichmäßiges ist, bei denen also eine Vergrößerung ohne Aenderung der Form stattfindet, so viele Pollenkörner und Sporen von ungefähr tetraedrischer Gestalt (vgl. Fig. 54, S. 322), so die zylindrischen Zellen von Hydrodictyon. Gewöhnlich dagegen wachsen nur einzelne Teile der Zellhaut in die Fläche, und sie können in verschiedener Weise an die nichtwachsenden angelagert oder zwischen ihnen eingestreut sein. Ein solches lokalisiertes Flächenwachstum findet sich schon bei den einfachen kugligen Zellen solcher Algen (Pleurocaccaceen), die in der Jugend halbkuglig sind und dementsprechend auf der einen Seite von einer ebenen Zellmembran begrenzt sind. Nur diese ebene Wandstelle wächst dann in die Fläche und gestaltet die Halbkugel zur Vollkugel um. Auch bei vielen zylindrischen Zellen, z. B. denen der Konjugaten, ist das Flächenwachstum lokalisiert, nur die zylindrischen Wände verlängern sich, die scheibenförmigen Querwände behalten ihre Dimensionen bei; es nimmt also beim Wachstum nur die Länge, nicht aber die Dicke der Zelle zu. Ist in den beiden angeführten Beispielen noch immer ein großes Stück der Zellwand in Flächenwachstum begriffen, so sind andrerseits doch auch Fälle genug bekannt, in denen nur ein verschwindend kleiner Teil der Haut wächst, und dieser kann entweder am einen Ende der Zelle oder irgendwo sonst sich befinden. Im ersteren Fall spricht man von Spitzenwachstum, und da wird der Zuwachs einseitig den ausgewachsenen Membranteilen zugefügt, den anderen Fall nennt man Interkalarwachstum, und bei diesem erfolgt Einschiebung neuer Membranstücke zwischen zwei ausgewachsenen Zonen. Beispiele für Spitzenwachstum finden sich bei Wurzelhaaren, Pollenschläuchen, Pilzen etc. (Haberlandt 1889, Reinhardt 1892). Nach Reinhardt ist dabei das Wachstum auf die eigentliche Kuppe der Zelle und ein kleines anstoßendes Stück ihres zylinderförmigen Teiles beschränkt; die Wachstums-

intensität nimmt von der äußersten Spitze an allmählich ab. In der beistehenden Figur 49 sind zwei Stadien einer solchen Membran aufgezeichnet, und bestimmte Punkte in beiden in gleicher Weise bezeichnet; man sieht so, wie außerordentlich stark das Flächenstück *c d* beim Uebergang zu *c' d'* gewachsen ist und wie gering die Differenz zwischen *a b* und *a' b'* ist. — Das beste Beispiel für interkalares Wachstum findet sich bei Oedogonium, wo das interkalierte Stück sich von den älteren Teilen auf das deutlichste abhebt. Der Fall wird später noch eingehender besprochen werden, einstweilen sei auf Fig. 51 verwiesen.

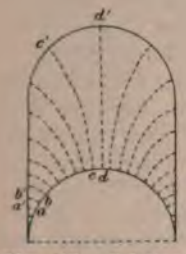
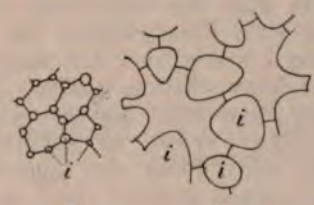


Fig. 49. Schema des Spitzenwachstums einer Pilzhyphe nach Reinhardt, (1892).



I *II*

Fig. 50. Sternförmige Parenchymzellen von Thalia dealbata. *I* in jungem Zustand, *II* in älterem Zustand. Nach Zimmermann 1893.

Einen anderen Fall von Interkalarwachstum illustriert die Fig. 50; sie stellt zwei verschiedene Stadien von sternförmigen Parenchymzellen vor. Die ursprünglich lückenlose Wand zwischen zwei Zellen weicht an mehreren Stellen auseinander, und es treten Interzellularen *i i* auf; man beachte nun, wie die Zellwand beim weiteren Wachstum fast nur an den Interzellularen sich vergrößert, während die Stellen, die je zwei Zellen gemeinsam sind, in Fig. 50 *II* nicht wesentlich größer sind, als in Fig. 50 *I*.

Wie die erste Anlage der Zellwand, so vollzieht sich auch ihr Flächenwachstum nur bei Gegenwart von Protoplasma und Kern; im allgemeinen wachsen nur solche Membranen, denen Protoplasma von innen her dicht angelagert ist. Diese Anlagerung wird unter dem Einfluß des osmotischen Druckes eine besonders feste. Zugleich wird durch diesen Druck die Zellmembran gedehnt. Da diese osmotische Dehnung bei der Mehrzahl wachsender Zellhäute gefunden worden ist, und weil gelegentlich eine gewisse Proportionalität zwischen Druck und Wachstumsintensität beobachtet werden konnte, so schrieb man lange Zeit dem osmotischen Drucke eine mechanische Rolle beim Flächenwachstum zu und verglich die Prozesse, die sich an gewissen „künstlichen Zellen" abspielen, mit denen der natürlichen Zelle. Eine solche künstliche Zelle (Traube 1867) kann man leicht erhalten, wenn man etwas Leim, dem Zucker zugesetzt ist, am Ende eines Glasstabes eintrocknen läßt und dann den Stab in schwache Tanninlösung eintaucht. Es entsteht an der Oberfläche des Leimtropfens sofort eine Niederschlagsmembran, deren Eigenschaften uns schon bekannt sind (Vorl. 2). Sie ist für Wasser sehr gut permeabel, aber ganz impermeabel für das Tannin und für den Leim. Unter den angegebenen Umständen entwickelt sich nun innerhalb dieser Membran

ein osmotischer Druck, und dieser dehnt die Membran. Entweder ermöglicht nun schon das einfache Auseinanderrücken der kleinsten Membranteilchen bei der Dehnung das Eindringen der Leimlösung in die Membran, oder es treten erst feine Risse auf, und diese lassen die Leimlösung vordringen; sowie sie dann aber in Berührung mit dem Tannin kommt, entsteht ein Niederschlag von gerbsaurem Leim. Da die Neubildungen offenbar in ganz regelmäßiger Weise zwischen die alten Teile eingelagert werden, so wird die künstliche Zelle eine Kugel, die ziemlich beträchtliche Dimensionen annehmen kann.

Hat nun das Wachstum der Zellwand eine gewisse Aehnlichkeit mit dem der künstlichen Zelle? Diese Frage ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Freilich, daß die Membranbildung nicht wie dort die Ausfällung eines unlöslichen Reaktionsproduktes zwischen zwei Flüssigkeiten ist, das ist selbstverständlich. Aber es könnte doch wenigstens der osmotische Druck eine mechanische Rolle beim Flächenwachstum spielen. Das hat man in der Tat vielfach angenommen, und man hat mit dieser Annahme das Flächenwachstum in zweifacher Weise zu erklären versucht. Nach der einen Anschauung wird durch den osmotischen Druck die Zellmembran einfach mechanisch gedehnt, und sie folgt diesem Druck weit über die ursprüngliche Elastizitätsgrenze („plastisches Wachstum"). In dem Maße, als sie an Fläche zunimmt, muß sie an Dicke abnehmen, und wenn in der Natur eine derartige Abnahme der Dicke meistens nicht zur Beobachtung kommt, so liegt das nur daran, daß neben der Flächendehnung eine Auflagerung neuer Schichten, ein Dickenwachstum von innen her stattfindet. Genauer betrachtet, leugnet also diese Auffassung das eigentliche Flächenwachstum überhaupt und kennt nur Anlagerung von Membran und passive Dehnung. In schroffem Gegensatz dazu steht die andere Anschauung, nach der das Flächenwachstum durch Einlagerung neuer Wandsubstanz zwischen schon vorhandene Teile zustande kommt; der osmotische Druck könnte etwa dadurch, daß er die kleinsten Teile der Membran etwas voneinander entfernt, mechanisch die Einlagerung der neuen Partikel begünstigen.

Unter den Schlagworten „Apposition" und „Intussuszeption" haben sich diese beiden Theorien lange Zeit bekämpft, und erst in neuerer Zeit hat sich die Ueberzeugung Bahn gebrochen, daß zweifellos beide Prozesse in der Natur vorkommen. Wir wollen das an einigen Beispielen näher erläutern.

In den Zellen von Oedogonium, die sich zur Teilung anschicken, bemerkt man nahe dem einen Ende, der Innenseite der Zellwand dicht angelagert, einen ringförmigen Wulst, der auf seinem kreisförmigen Querschnitt deutlich aus zwei auch chemisch verschiedenen Substanzen besteht (Fig. 51, *I*). Die zentrale Schleimschicht (*Schl*) wird zuerst angelegt und später von der äußeren Schicht (Celluloseschicht *C*) umlagert; diese hat die gleichen Eigenschaften wie die übrige Zellwand. Wahrscheinlich durch Aufquellen der Schleimschicht wird dann die alte Zellwand mit kreisförmigem Riß geöffnet, und die ganze Zelle verlängert sich jetzt beträchtlich. Dabei wird die Substanz des Wulstes zu einem zylindrischen Verbindungsstück zwischen den alten Teilen der Zellwand ausgezogen und zwar in der Art, daß seine Schleimschicht zur Außenseite, seine Celluloseschicht zur Innenseite der interkalierten Membran wird. Da mit

der Verlängerung dieses eingeschobenen Zylinders (Fig. 51, *II*, *III*) eine deutliche Abnahme seiner Wanddicke einhergeht, so macht der ganze Vorgang den Eindruck, als ob es sich um eine rein passive, vom osmotischen Druck bewirkte Dehnung handle. Deshalb hat man wohl gerade Oedogonium als ein Beispiel für „plastisches Wachstum" betrachtet. Bei genauerer Ueberlegung des Falles sieht man aber leicht, daß die Sache nicht ganz so einfach ist. Denn einmal wird die neue Membran nur in der Längsrichtung gedehnt; der Querdurchmesser der Zelle bleibt unverändert oder er verkleinert sich gar. Zweitens ist es bemerkenswert, daß das Wachstum aufhört, wenn das intercalierte Wandstück zu einer dünnen Fläche geworden ist. Wenn das ganze Wachstum dieses Stückes nur auf plastischer Dehnung beruhte, so sollte man glauben, daß diese Dehnung immer weiter gehen müßte und immer leichter zu bewerkstelligen wäre, je dünner die Membran geworden sei Wenn es sich also in diesem Fall überhaupt um Dehnung handelt, dann müssen Veränderungen in der Elastizität während der Streckung eingetreten sein, welche die Membran allmählich weniger dehnbar machen. — Wir sind somit in diesem einfachen, anscheinend rein mechanisch verlaufenden Wachstumsprozeß von einer vollen Einsicht noch weit entfernt. Es will uns aber scheinen, als ob ein gründliches Studium desselben von physiologischen Gesichtspunkten aus überhaupt noch nicht erfolgt sei.

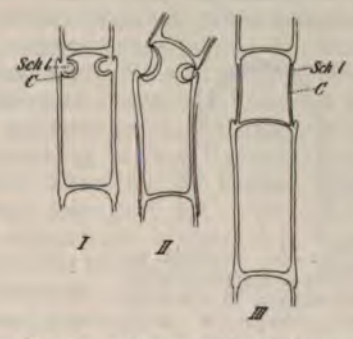


Fig. 51. Zellteilung bei Oedogonium Borisianum nach Hirn. *Schl* Schleimschicht, *C* Cellulosenschicht der Ringleiste.

Auch bei anderen Algen hat Berthold Interkalarwachstum beobachtet, das in mancher Hinsicht an das von Oedogonium erinnert, so z. B. bei einer Conferve. Den Zellenbau dieser Alge veranschaulicht die Figur 52 in schematischer Weise. Jede Zelle besteht aus zwei im Längsschnitt H-förmigen Stücken, die nach der Zellmitte zu sich verdünnen und mit den dünnen Rändern übereinandergreifen. Vom Protoplasma wird nun eine Schicht angelagert, die in der Mitte der Zelle am dicksten ist und sich gegen die Enden zu auskeilt. Die durch Vereinigung der zwei Komponenten gebildete Außenwand der Zelle wird dadurch überall gleich dick. Wenn nun die Zelle wächst, so weichen die übergreifenden Ränder der Außenmembran auseinander, und die Innenmembran tritt jetzt mehr und mehr an die Oberfläche des Zellfadens. Nach Ausbildung einer Querwand ist dann schließlich diese Innenwand zum H-förmigen Körper geworden und in jeder Tochterzelle findet die Neubildung einer Innenwand statt. Aehnliche Beobachtungen an anderen Algen sind von vielen Forschern mitgeteilt worden. (Vgl. Berthold 1886 und Knut Bohlin 1897.) Der Unterschied gegenüber Oedogonium liegt darin, daß die angelagerte

Fig. 52. Microspora amoena. Membranbau nach Knut Bohlin (1897, Taf. I, Fig. 18). Vergr. 300.

Schicht hier nicht so plötzlich wächst und dadurch der Eindruck eine rein mechanischen Dehnung vermieden wird.

Aber nicht nur beim Interkalarwachstum, sondern auch bei Spitzenwachstum hat man im Prinzip ähnliche Dinge festgestellt So beobachtete Schmitz (1880) und Strasburger (1882) am Sproßscheitel der Floridee Bornetia secundiflora den eigenartigen Schichtenverlauf, der in Fig. 53 dargestellt ist. An der wachsenden Spitze werden hier Lamellen von geringer Dicke angelagert, diese wachsen dann in die Fläche und zersprengen ältere solche Lamellen, die sich dementsprechend in einiger Entfernung von der Spitze auskeilen. Es gelang dann Noll (1887) bei Derbesia, Caulerpa und anderen Meeresalgen, die Zellwände durch Einlagerung von Berlinerblau zu färben und sie so von dem hinzukommenden Zuwachs zu unterscheiden. Bei diesen Versuchen konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß an der wachsenden Spitze Anlagerung neuer Lamellen, sodann Flächenwachstum dieser unter Zersprengung älterer Lamellen stattfindet. Gewiß kann man aus solchen Beobachtungen entnehmen, daß die einzelnen Lamellen zur Zeit, wo sie zerrissen werden, kein Flächenwachstum mehr aufweisen, oder wenigstens nicht mit der gleichen Intensität wachsen, wie junge Lamellen. Die alten Lamellen werden also zweifellos passiv gedehnt, ob aber auch das Wachstum der jungen Lamellen passiv ist, läßt sich aus dem Versuch durchaus nicht entnehmen. Sollte es sich jedoch in diesem und in ähnlichen Fällen wirklich um passive Dehnung auch der jugendlichen Membran handeln, so wird man natürlich in dem osmotischen Druck das wirksame Agens erblicken dürfen. Da ist es nun aber von großem Interesse, festzustellen, daß dieser Druck für sich allein niemals ausreichen kann, um die Membran plastisch zu dehnen, denn es ist erwiesen, daß selbst ein wesentlich höherer Druck noch nicht imstande ist, die Zellmembran über ihre Elastizitätsgrenze hinaus zu verlängern (Pfeffer, 1892, 241). Auch finden wir in der lebenstätigen Zelle nie Membranen, die über ihre Elastizitätsgrenze hinaus gespannt sind. Man kann aber mit Noll (1895) annehmen, daß plastische Dehnung auch ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze möglich ist. Es sei daran erinnert, daß ein gespannter hölzerner Bogen sich allmählich entspannt, was wohl nur durch innere Umlagerungen möglich ist in diesem entspannten Zustand ist aber der Bogen durch erneute Beugung jeden Augenblick wieder elastisch spannbar. So könnte auch in der durch die Turgorkraft gespannten Zellwand eine Entspannung d. h. eben eine plastische Dehnung, zustande kommen, ohne daß deshalb die Zellmembran unelastisch geworden sein müßte. Es wird vielfach angenommen, daß das Protoplasma die elastischen Eigenschaften der Membran beeinflußt, doch fehlt es noch gänzlich an Anhaltspunkten, wodurch es dazu imstande ist.

Fig. 53. Bornetia secundiflora. Kappenförmige Schichtungen in der Zellwand. Vergr. 75. Nach Strasburger (1882, Taf. 4, Fig. 55).

Man neigte eine Zeitlang sehr der Anschauung zu, das Flächenwachstum der Membran käme nur durch Anlagerung von Lamellen und plastische Dehnung derselben durch den Turgordruck zustande in letzter Zeit sind aber auch wieder mehrfach Bedenken gegen

diese Ansicht aufgetaucht; auch sind einzelne Fälle genauer untersucht worden, in denen sie zweifellos zur Erklärung nicht ausreicht. Wir nennen zunächst das Spitzenwachstum von Pilzzellen und Wurzelhaaren, das von HABERLANDT (1889), ZACHARIAS (1891) und REINHARDT (1899) studiert wurde. Solange diese Gebilde ungestört wachsen, ist von Lamellenanlagerung und Schichtensprengung nichts an ihnen wahrzunehmen. Dieses negative Resultat wäre für sich allein freilich ganz bedeutungslos. Man kann aber auch bei diesen Objekten den für Bornetia und Derbesia festgestellten Wachstumsmodus erhalten, wenn man Wachstumsstörungen verursacht. So hat ZACHARIAS gezeigt, daß die Wurzelhaare von Chara, wenn sie in Wasser übertragen werden, in dem noch keine Chara vegetiert hat, sofort einen Wachstumsstillstand erleiden. Wenn dann nach einiger Zeit neues Wachstum erfolgt, so bemerkt man, daß die Membranteile, die bisher im Wachstum begriffen waren, nun wachstumsunfähig geworden sind und von neu angelegten Schichten zersprengt werden. Aehnliches beobachtete REINHARDT an Wurzelhaaren, die plasmolysiert worden waren. Wenn nun auch REINHARDT mit der Annahme, auch bei Bornetia erfolge die Sprengung einer Schicht stets nur nach vorhergehender Störung, vielleicht zu weit geht, so wird man doch unbedingt zugeben müssen, daß seine und ZACHARIAS' Objekte normaler Weise ohne Schichtenanlagerung und -sprengung zu wachsen pflegen. Die Sprengungen müßten bei ihnen auch ganz unglaublich häufig erfolgen, nach REINHARDT mindestens 1 bis 2 mal pro Minute (Pilzzellen). Somit bleibt hier kaum eine andere Möglichkeit für das Flächenwachstum übrig, als Intussuszeption, d. h. Einlagerung neuer Hautsubstanz zwischen die Moleküle der alten. Dafür spricht auch noch eine Beobachtung von ZACHARIAS, die direkt an die NOLLschen Experimente anschließt. Es gelang ihm, unter gewissen Bedingungen Kongorot in die Membran von Wurzelhaaren einzulagern, ohne eine Wachstumsstörung zu veranlassen, und er konnte dann mit Sicherheit feststellen, daß die gefärbte Spitze beim Flächenwachstum allmählich an Intensität der Färbung abnahm, während die älteren Partien der gleichen Wand ihre ursprüngliche Farbe beibehielten. Das macht nun aber sehr wahrscheinlich, daß hier eben keine Sprengung der gefärbten Lamellen stattfand, wie bei NOLLS Versuchen, sondern eine Einlagerung von Substanz zwischen ihre kleinsten Teilchen. Ganz eindeutig ist freilich dieser Erfolg nicht, und deshalb kann man auch nicht mit Sicherheit daraus schließen, die Wachstumsweise von Caulerpa sei in den NOLLschen Versuchen nur durch die Färbung mit Berlinerblau, also durch eine künstliche Störung, bedingt.

Es sind dann weitere wichtige Belege für ein Flächenwachstum durch Intussuszeption von ASKENASY (1890) und STRASBURGER (1889) beigebracht worden. Wir können sie nicht alle hier anführen und wollen nur noch einen ganz besonders eklatanten Fall erwähnen, auf den neuerdings FITTING (1900) aufmerksam gemacht hat. An der jugendlichen Spore von Selaginella finden sich zwei, auch durch ihre chemische Beschaffenheit differente Membranen, das Exospor und das Mesospor (Fig. 54 *ex* und *mes*); sie sind durch eine sehr substanzarme Flüssigkeit voneinander geschieden. Während nun die Spore an Größe bedeutend zunimmt (Fig. 54 *I—III*), bleiben diese Lamellen erhalten und erfahren gleichzeitig mit ihrem erheblichen Flächenwachstum auch eine Verdickung. Bei einer gewöhnlichen Zellwand

könnte allenfalls die innerste Lamelle ein Flächenwachstum durch plastische Dehnung und gleichzeitige Anlagerung neuer Schichten vom Protoplasma aus erfahren; die äußeren Lamellen aber müssten bei plastischer Dehnung dünner werden. Bei Selaginella aber ist selbst für die innere Lamelle jede Möglichkeit einer Anlagerung ausgeschlossen, da hier das Protoplasma im Innern des Mesospors (Fig. *II*) zu einer Kugel kontrahiert ist und höchstens an einem Punkte der Membran anliegt. Zwischen Protoplasma und Mesospor findet sich eine Flüssigkeit, aus der bei Alkoholzusatz Gerinnsel ausfallen (*III ger*). Die wachsende Membran grenzt also nach beiden Seiten an Flüssigkeit, aus der ihr offenbar die nötigen Nährstoffe zukommen, und so wächst sie, ohne durch osmotischen Druck gedehnt zu sein, in die Fläche.

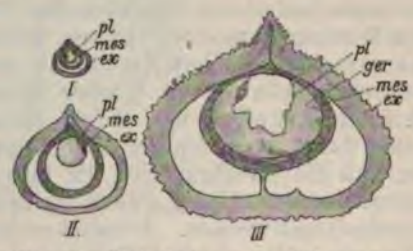


Fig. 54. Entwicklung der Makrospore von Selaginella helvetica nach Fitting, (1900, Taf. II, Fig. 10, 11, 12). *I—III* successive Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrößerung (180) gezeichnet. *ex* Exospor, *mes* Mesospor, *pl* Protoplasma, *ger* Gerinsel zwischen Protoplasma und Mesospor.

Zweifellos handelt es sich hier um einen vereinzelt dastehenden, extremen Fall, denn im allgemeinen wächst die Membran nur solange in die Fläche, als sie mit Protoplasma in Berührung steht, und das Protoplasma pflegt, wenn es etwa durch Plasmolyse von der Membran getrennt ist, an seiner Oberfläche eine neue Membran auszuscheiden. Warum bei der Sporogenese von Selaginella (und Isoetes) Abweichungen von diesem sehr allgemeinen Verhalten stattfinden, ist noch nicht aufgeklärt, doch ist an den Angaben Fittings nicht zu zweifeln. Weniger extrem ist das Verhalten der Sporenhäute in Beziehung auf den osmotischen Druck, denn es ist auch anderwärts beobachtet worden, daß ein verstärktes Flächenwachstum ohne Zunahme des Turgors stattfinden kann, und daß trotz Abnahme des Turgors das Wachstum weitergeht. So hat Pfeffer (1893) gezeigt, daß das Wachstum der Membranen von Wurzellzellen fortdauert, wenn nach Herstellung einer geeigneten Widerlage der osmotische Druck mehr und mehr von dieser getragen wird, die Zellhaut also schließlich ganz oder fast ganz entspannt ist. In Pfeffers Versuchen wurde diese Entspannung durch einen Gipsverband hergestellt, Kolkwitz (1896) aber zeigte, daß ähnliche Verhältnisse auch in der Natur vorkommen können; die Zellen des Markes von Helianthus z. B. führen, erst nachdem sie durch die ausgewachsenen Gefäßbündel entspannt sind, ihr Flächenwachstum zu Ende.

Solche Erfahrungen machen es wahrscheinlich, daß auch in anderen Fällen die Rolle des Turgors nicht eine einfach mechanische ist. Für eine plastische Dehnung ist ja freilich eine dehnende Kraft nötig, und diese kann nichts anderes sein, als die Turgorkraft; bei Intussuszeptionswachstum aber ist eine solche Turgordehnung ganz unnötig. Sie ist auch quantitativ geringfügig gegenüber den Molekularkräften, die z. B. beim Auskristallisieren eines Stoffes wirksam sind. So können in der Membran gewisser Zellen (Pfeffer 1892, 250, Mül-

1890) Kristalle von oxalsaurem Kalk sich bilden und vergrößern, wobei sie doch die Kohäsion der Membran zu überwinden haben. Mit solchen Prozessen wird man aber am ehesten das Wachstum durch Intussuszeption vergleichen dürfen. — Man sollte glauben, es könne keine Schwierigkeiten machen, über die Bedeutung des Turgors auf experimentellem Wege ins reine zu kommen. Wenn wir eine turgeszierende Zelle in osmotisch wirksame Lösungen setzen, so wird dadurch die Spannung der Membran vermindert; der darauf folgende Wachstumsstillstand ist aber keine rein mechanische Folge der Spannungsverminderung, sondern eine komplizierte Reizwirkung. Wir können ferner die Spannung einer Zellhaut steigern, wenn wir den osmotischen Wert des Außenmediums herabsetzen (z. B. bei Meeresalgen); aber auch in diesem Falle wirkt die Veränderung als Reiz, und das Wachstum steht still. In beiden Fällen wird nach einiger Zeit das Wachstum wieder aufgenommen, aber inzwischen hat auch schon eine Regulierung des osmotischen Druckes stattgefunden — kurz es ist sehr schwierig, in experimenteller Weise die Beziehungen zwischen Wachstum und Turgor festzustellen; theoretisch aber kann man sagen, daß der Turgor, wenn er auch nicht direkt die Energie für das Wachstum liefert, doch nötig sein wird. Er kann z. B. „in analogem Sinne Bedingung für das Wachstum sein, wie die Wärme, von deren richtigem Ausmaß ja ebenfalls die Wachstumsfähigkeit abhängt" (Pfeffer 1892, 219). Darum braucht aber das Wachstum nicht dem Turgordruck proportional zu sein; in manchen Fällen scheint der Turgor mehr durch das Wachstum, als dieses durch den Turgor reguliert zu werden (Copeland 1896).

Neben oder nach dem Flächenwachstum pflegt Dickenwachstum der Membran zu erfolgen. Dabei handelt es sich sehr häufig um leicht nachweisbare Anlagerung von neuen Lamellen, also um Apposition. Diese Anlagerung führt, wenn sie nach Beendigung des Flächenwachstums fortdauert, zu einer Verkleinerung, ja sogar eventuell zu einem partiellen Verschwinden des Lumens. Dabei findet das Wachstum gegen den Druck des Zellinhaltes statt. Es sind aber auch sicher beobachtete Tatsachen bekannt, die bezeugen, daß in durch Anlagerung entstandenen Lamellen, auch in solchen, die durch andere Schichten vom Protoplasma getrennt sind, nachträglich eine oft recht beträchtliche Volumvergrößerung stattfindet; es kann demnach auch Dickenwachstum durch Intussuszeption erfolgen. Wir beschränken uns auf ein einziges Beispiel: die Zellwand von Gloeocapsa alpina, die von Nägeli (1858) und Correns (1889) genauer untersucht worden ist. Wenn die Zellen dieser Alge sich teilen, so wird eine neue Zellhaut um die Tochterzellen ausgeschieden. Die ursprüngliche Haut aber, die jetzt durch diese Neubildung vom Protoplasma getrennt ist, fährt fort, in Fläche und Dicke sich zu vergrößern, wie das die Fig. 55, *II* zeigt. Die Messungen und Ueberlegungen von Correns haben ergeben, daß dieses Wachstum nur unter der Annahme von Einlagerung organischer Substanz verständlich wird.

I *II*

Fig. 55. Gloeocapsa alpina nach Correns (1891, Taf. 15). *I*, 2zelliges Stadium. *II*, 8zelliges Stadium. Die äußerste Wandschicht (hell gehalten), die allen Zellen gemeinsam ist, wächst von Stad. *I* zu *II* noch ganz beträchtlich in die Dicke.

Nur selten bleibt eine stark verdickte Membran vollkommen homogen, meist sieht man konzentrische Schichten an ihr, die verschiedenen Ursachen ihre Entstehung verdanken können (CORRENS 1891). Es können nämlich die successiven Lamellen durch ihre chemische Beschaffenheit oder nur durch ihren Wassergehalt differieren. Im letzteren Fall hat die Schichtung dieselbe Ursache wie bei den Stärkekörnern, und sie ist auch ebensowenig wie bei diesen kausal völlig aufgehellt. Zu einem weiteren Eingehen auf Bau und Wachstum der Stärkekörner haben wir hier aber keine Veranlassung. Sie standen ja einst bei allen Diskussionen über Wachstum im Vordergrund, und sie werden von historischem Interesse bleiben, weil NÄGELI (1858) an ihnen seine Theorie der Intussuszeption ausgeführt hat. Wir wissen heute, dank den Untersuchungen von MEYER (1881 u. 1895) und SCHIMPER (1881), daß das Wachstum der Stärkekörner durch Anlagerung neuer Substanz von außen her geschieht, daß also die Vergrößerung der Stärkekörner in derselben Weise sich vollzieht, wie die eines Kristalles oder Sphärokristalles. In gewissem Sinne sind also die Stärkekörner nicht mehr Objekte physiologischer, sondern kristallographischer Forschung. Wir sagen absichtlich in gewissem Sinne, denn wenn auch ein Wachstum durch Anlagerung bestimmt nachgewiesen ist, so ist doch ein Vorkommen von nachträglichen Intussuszeptionsvorgängen nicht völlig ausgeschlossen.

In der Beziehung besteht also auch heute noch eine Aehnlichkeit zwischen Stärke und Zellwand. In vielen Fällen, wo man früher an ein Intussuszeptionswachstum der Zellwand glaubte, ist jetzt Apposition sichergestellt, ebenso gewiß kommen aber auch Vergrößerungen durch nachträgliche Einlagerungen vor, und deshalb war es verkehrt, wenn man früher zu generalisieren suchte und stets die Alternative „Apposition" oder „Intussuszeption" stellte. In der Zeit der Reaktion auf NÄGELI-HOFMEISTERS Intussuszeptionslehre hatte man sich gewöhnt, die Zellwand als ein nicht belebtes Gebilde zu betrachten. Man verglich sie mit dem Schneckenhaus. HOFMEISTER (1867) dagegen hielt die Membran für lebendig und schrieb ihr alle die Eigenschaften zu, die wir heute für das Protoplasma reservieren. Als nun in der Zeit der Gegenreaktion gegen die Allmacht der Apposition wieder Tatsachen bekannt wurden, die mehr an die Tätigkeit eines lebenden Gebildes erinnerten, da wollte man der Membran doch nicht den Charakter des Lebens zuerkennen und suchte sich in der Weise zu helfen, daß man eine Einwanderung von Protoplasma in die Membran annahm und durch diese das anscheinend „Lebendige" der Membran zu erklären suchte (WIESNER 1886, STRASBURGER 1889). Dieses hypothetische Plasma konnte aber bis jetzt noch nirgends nachgewiesen werden (vgl. CORRENS 1894), und so erleben wir es vielleicht, daß man zur Auffassung HOFMEISTERS wieder zurückkehrt und der Membran selbst Leben zuschreibt. Freilich nicht das selbständige Leben des Protoplasmas — denn die Tatsache bleibt ja bestehen, daß das Protoplasma wohl ohne Zellwand, nicht aber die Zellwand ohne Protoplasma wachstumsfähig ist. Belebt ist aber die Membran vielleicht insofern, als sie zu einer „Assimilation im eigentlichen Sinne des Wortes" (cf. S. 314) befähigt sein könnte, als sie imstande sein könnte, aus bestimmten, noch unbekannten, vom Plasma gelieferten Stoffen selbsttätig neue Wandstoffe zu bilden. Dann hätten wir freilich eine

lebende Materie, die stickstofffrei wäre. Wir wollen die weiteren Konsequenzen einer solchen Hypothese nicht ziehen, wir wollen lieber ein Beispiel anführen, bei dem man an eine solche aktive Gestaltungskraft der Zellhaut am ehesten denken könnte. Es sind das die Leisten, Stacheln und anderen Verzierungen, die auf der Oberfläche von Sporen und Pollenkörnern gebildet werden (Wille 1886, Strasburger 1889). Hier handelt es sich nicht nur um einfache Verdickung einer vorhandenen Zellwand, sondern um verschiedene Verdickung an differenten Stellen, also um Formbildung, die erblich fixiert ist. Und solche tritt z. B. auf dem Exospor von Selaginella Galeotti nach Fitting (1900) erst ein, nachdem sich das Exospor vom Mesospor, letzteres vom Protoplasma abgehoben hat. Der weite Weg, den das Protoplasma zurückzulegen hätte, macht die Einwanderungshypothese hier besonders unwahrscheinlich.

Doch schon zu lange sind wir bei dem Wachstum der Zellhaut verweilt, obwohl wir viele einschlägige Fragen nicht einmal berührt haben. Nur noch einen Punkt wollen wir flüchtig behandeln, nämlich das Aufhören des Wachstums. Beschränken wir uns auf das Flächenwachstum, so können wir Zellen, die ohne äußere Störung theoretisch ewig weiterwachsen, von solchen, die nach einer bestimmten Zeit „ausgewachsen" sind, unterscheiden (vgl. S. 332). Die Frage, womit dieser Endzustand zusammenhängt, ist sehr verschieden beantwortet worden. Man wies z. B. auf die große Dicke, auf die abweichende chemische Beschaffenheit der ausgewachsenen Membran hin, man suchte rein mechanisch deren Wachstumsunfähigkeit zu erklären. Tatsächlich kann aber z. B. bei Anlage von Seitenzweigen oder nach Verwundungen auch eine „ausgewachsene" Wand von neuem in Wachstum übergehen, und wir sehen oft sehr derbwandige Zellen noch wachsen (Krabbe 1887), andrerseits dünnwandige wachstumsunfähig bleiben. Es muß also vom Protoplasma her die Direktion zum Wachsen und zum Nichtwachsen ausgehen; die Wachstumsprozesse werden vom lebenden Organismus reguliert. Solche Regulationen treten uns überall entgegen, wo wir Wachstum und Gestaltung der Pflanze etwas näher ansehen. Ob dabei bestimmte Organe der Zelle, vor allem der Zellkern, eine besondere Rolle spielen, ist nicht sicher zu sagen. Wir wissen freilich (Townsend 1897), daß Protoplasmakomplexe, nur wenn sie mit einem Zellkern versehen sind, oder wenn sie durch eine — wenn auch noch so dünne — Plasmabrücke mit kernhaltigem Plasma zusammenhängen, Membran bilden können. Daraus folgt aber nichts für eine eventuelle Spezialfunktion des Kernes bei der Hautbildung; denn der Kern kann ohne Protoplasma so wenig wie das Plasma ohne Kern Zellwand bilden. Haberlandt (1887) hat aber darauf aufmerksam gemacht, daß vielfach der Kern dem wachsenden Teil der Wand anliegt und er will daraus schließen, der Kern habe spezielle Aufgaben bei der Cellulosebildung auszuführen. Es sind indes auch Fälle bekannt geworden, in denen der Kern offenbar eine andere Lage hat, und sie sprechen gegen die Richtigkeit dieser Vermutung.

Blicken wir zurück, so müssen wir sagen, daß das Wachstum der Zellhaut in verschiedener Weise zustande kommt. Darum sind auch alle Theorien, die nur eine einzige Form des Wachstums zulassen wollen, zu verwerfen. Selbst in den Fällen, wo das Wachstum anscheinend rein mechanisch begreiflich erscheint, kommen wir

ohne die komplizierte und im einzelnen nicht übersehbare Mitwirku des Protoplasmas nicht aus. Das Protoplasma gibt den Anstoß s wohl zur Bildung wie zum Wachstum der Zellhaut und bestimm endlich auch das Aufhören desselben. Das Protoplasma regelt auch d Höhe des osmotischen Druckes, der ja ohne Neubildung osmotisch Substanz bei jeder Vergrößerung der Zelle sinken müßte, und eben beeinflußt es die Dehnbarkeit der Zellhaut. Und selbst wenn w etwa in einzelnen Fällen oder auch generell der Zellhaut selb „Leben" zusprechen wollten, so würde das an ihrer Abhängigkeit vo Protoplasma nichts ändern.

Nicht überall, aber häufig, ist mit dem Wachstum der Zelle au eine Teilung verknüpft. Es gibt Pflanzen (Siphoneen, Mucorinen), beträchtliche Größe und komplizierte Gestalt erreichen und doch d

Fig. 56. Kern- und Zellteilung in einer embryonalen Gewebszelle. Etwas schem tisiert. *n* Nucleolus, *p* Polkappen, *w* Kernwandung, *ch* Chromosomen, *s* Spind fasern. Vergr. 600. Aus „Bonner Lehrbuch".

Charakter einer einzigen Zelle beibehalten. Aber die große Mel zahl der Zellen pflegt nach Erreichung einer bestimmten Größe ei Teilung durchzumachen. In ihrem typischen Verlauf betrachtet, vo zieht sich diese in folgender Weise. Die ersten Veränderung werden am Kern sichtbar. Durch komplizierte Vorgänge in sein Innern, die in Fig. 56 dargestellt sind, bildet ein Teil seines „Chrom tins" zunächst einen vielfach verschlungenen Faden (*2*), der dann in e bestimmte Anzahl von Segmenten, die sog. Chromosomen, zerfällt (*3*, Meist sind es bei Pflanzen ziemlich viele solche Chromosomen, die sich Gestalt eines U in der Mitte des Kernes ansammeln. Jedes Chromos spaltet sich zunächst der Länge nach (*5*, *6*), und die so gebilde

Hälften rücken nach verschiedenen Richtungen auseinander (*8, 9*). In jeder der zwei Gruppen tritt dann Verschmelzung der Chromosomen zu einem Gerüstwerk ein, wie es ursprünglich im Kern vorhanden war (*10—12*). So entstehen zwei Tochterkerne, die von einem Zwischenstück getrennt sind. Die in den Figuren *1—6* dargestellten Vorgänge werden als Prophasen, *7—9* als Metaphasen, *10—12* als Anaphasen bezeichnet. Im Stadium der Fig. 56, *4* bemerkt man ein System von feinen Fäden, die von einem „Pol" des Kernes bis zum anderen ziehen; sie stammen entweder aus der Grundsubstanz des Kernes (Zacharias 1888) oder sie sind nach Ansicht vieler Autoren (Strasburger 1888) aus dem Cytoplasma eingewandert. Einige solche Spindelfasern (die „Zugfasern") sollen nun durch Kontraktion die Chromosomen nach den Polen ziehen (Fig. 57); die übrigen bleiben als Verbindung zwischen den beiden Tochterkernen bestehen und geben den Schauplatz für die Entstehung der Zellmembran ab. In der Aequatorialebene der Teilungsfigur (Fig. 56, *10, 11*) entstehen nämlich knötchenartige Verdickungen der Spindelfasern, so daß die einzelnen Fasern an dieser Stelle schließlich einander seitlich berühren und eine protoplasmatische Wand (*12*), die sog. Zellplatte, bilden, die die ganze Spindel in der Mitte quer durchsetzt. Die Zellplatte spaltet sich dann in zwei Lamellen und zwischen denselben wird die Zellhaut ausgeschieden (Strasburger 1898).

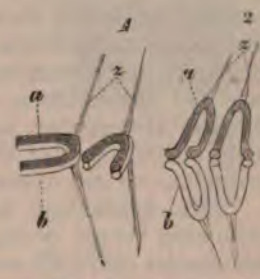


Fig. 57. Schema des Auseinanderweichens der Chromosomen. *z* Zugfasern, *a* und *b* Längshälften eines Chromosoms. Aus „Bonner Lehrbuch".

Wenn nun, was häufig geschieht, die Kernspindel sich so verbreitert hat, daß sie den ganzen Querdurchmesser der Zelle einnimmt, dann wird auch die auftretende Zellhaut, indem sie sich rechtwinklig an die alte Membran ansetzt, mit einem Schlag die Zelle in zwei Hälften zerteilen können. Solche „simultane" Zellhautbildung tritt vor allem in schmalen Zellen auf. Sie ist aber nicht auf solche beschränkt, sie findet

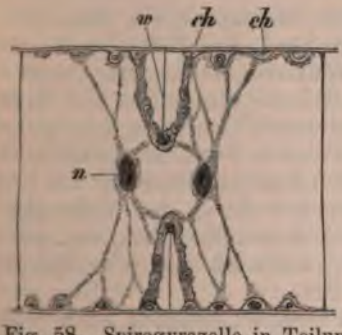


Fig. 58. Spirogyrazelle in Teilung. *n* Tochterkern, *w* Scheidewand, *ch* Chloroplast. Vergr. 230. Aus „Bonner Lehrbuch".

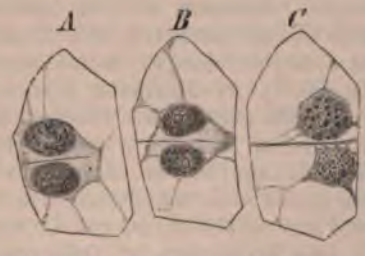


Fig. 59. Zelle von Epipactis palustris in drei verschiedenen successiven Teilungsstadien. Nach Treub aus „Bonner Lehrbuch". Vergr. 365.

sich vielmehr auch in breiten Zellen; dann nimmt eben die Kernspindel zuvor durch Verbreiterung den ganzen Raum der Zelle ein (Fig. 56, *12*). Neben der simultanen findet sich aber auch eine succedane Wand-

bildung nicht selten, sei es nun, daß die Zellwand wie bei Spirogyra vom Rand der Mutterzelle aus allmählich wachsend die Gestalt einer Scheibe mit zentralem Loch hat und nach und nach dieses Loch verschließt (Fig. 58), oder daß die Wandbildung an einer bestimmten Stelle der Mutterzelle ansetzt und dann langsam bis zur gegenüberliegenden Seite fortschreitet (Fig. 59). Im letzteren Fall wandert die Kernspindel im selben Maße, als die Membranbildung sich vollzieht, durch die ganze Zelle hindurch. Nach Ausbildung der Wand verschwindet der Rest der Kernspindel in beiden Tochterzellen. In seltenen Fällen, wie bei Oedogonium, wandert die fertige Wand in der Zelle und wächst erst später am Rand mit der alten Zellhaut zusammen (vgl. Hirn 1900); in der Regel aber wird die Membran an der Stelle ausgebildet, wo sie dauernd bleibt.

Die Fächerung der Mutterzelle vollzieht sich in einer ganz bestimmten Weise, deren Gesetzmäßigkeit schon von Hofmeister (1867) und Sachs (1878/79) wenigstens teilweise erkannt worden ist. Richtiger wurde dann der Tatbestand durch Errera (1886) und Berthold (1886) dargestellt. Beide Autoren fanden, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die neue Wand der alten in derselben Weise aufsitzt, wie es eine dünne Lamelle von Seifenlösung tun würde. Die Gesetze der Anordnung von Flüssigkeitslamellen sind eingehend studiert, und man weiß, daß diese immer sog. Minimalflächen darstellen. Spannt man etwa in einem kubischen Rahmen eine Seifenlamelle in der Richtung der Diagonale (Fig. 60, *1*) aus, so wird dieselbe sich so-

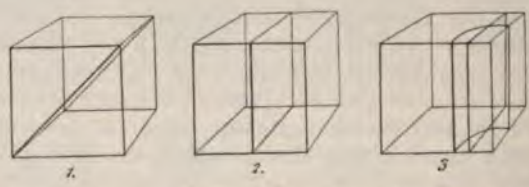


Fig. 60. z. T. nach Bertholds Protoplasmamechanik.

lange verschieben, bis sie eine Fläche minimae areae ist, d. h. in diesem Falle, bis sie den Würfel in zwei Parallelepipeda zerlegt hat (*2*). Spannen wir in demselben Würfel eine Lamelle stark der einen Wand genähert und dieser parallel, so verschiebt und krümmt sich dieselbe solange bis sie eine Kante des Würfels abgeschnitten hat (Fig. 60, *3*). In ähnlicher Weise treten nun in den Pflanzenzellen bald ebene, bald gekrümmte Flächen auf, deren Detailschilderung uns hier zu weit führen würde; wie gesagt entsprechen sie in der Mehrzahl der Fälle Minimalflächen, aber es sind auch Ausnahmen bekannt, so z. B. Zellen, die sich der Länge nach teilen, während man eine Querwand erwarten müßte (z. B. die Cambiumzellen).

Das Auftreten der Zellwände als Flächen „minimae areae" fände seine einfachste Erklärung, wenn die jugendliche Wand einen flüssigen Aggregatzustand besäße. Das hat denn auch Errera (1886) angenommen, obwohl die Beobachtung das Gegenteil lehrt. Wildeman (1893) hat dann später ausgeführt, daß es genüge, wenn die Membran nur für einen Moment flüssig sei, um alsbald zu erstarren. Eine solche Hypothese wird man wenigstens bei simultaner Wandbildung nicht widerlegen können, sie reicht aber nicht aus zur Erklärung der

succedanen. Hier existiert ja zweifellos ein Teil der Wand schon in festem Zustand, während ein anderer noch gar nicht angelegt ist. Was veranlaßt da die Zellwand, in einer bestimmten Richtung fortzuwachsen? WILDEMAN hat gezeigt, daß auch eine Flüssigkeitslamelle sich succedan vergrößern kann. Stellt man in einem Rechteck von Eisendraht eine Seifenlamelle her, in welcher (Fig. 60, *1*) von *a* und *b* aus je ein Seidenfaden verläuft, deren Enden durch ein in der Seifenhaut suspendiertes Strohhälmchen gehen, und durchstößt nun die Lamelle zwischen *a b* und den Fäden, so erhält man Fig. 60, *2*; und wenn man jetzt an den Enden der Fäden zieht (wo die Pfeile in der Figur sind), so wird allmählich die Seifenlamelle von rechts nach links wachsend den ganzen Rahmen erfüllen. Dieses Experiment auf die sich teilenden Zellen zu übertragen, macht aber große Schwierigkeiten. Was entspricht dem Seidenfaden in der Zelle und was dem Rahmen? Die Frage bleibt unbeantwortet; ohne Seidenfaden und Rahmen aber ist das succedane Wachsen der Lamelle nicht möglich.

Fig. 61. Versuch von DE WILDEMAN.

So verlockend also auch auf den ersten Blick die Zurückführung der Zellteilung auf die Gesetze des Gleichgewichtes von Flüssigkeitslamellen ist, so können wir dieselbe doch nicht acceptieren; wir müssen uns damit begnügen, die große Aehnlichkeit zwischen beiden Erscheinungen hervorzuheben und gestehen, daß uns die Ursachen dieser Uebereinstimmung noch ganz unklar sind.

Nach der Schilderung, die wir jetzt von der Zweiteilung der Zelle gegeben haben, wird man geneigt sein, dem Zellkern und speziell der mitotischen Teilung desselben eine wichtige Funktion bei diesem Prozeß zuzuschreiben. Will man dieselbe aber nicht überschätzen, so muß man sich stets vor Augen halten, daß auch ohne Mitose, ja selbst ohne Beteiligung des Kernes eine ganz normale Zellteilung ausgeführt werden kann. So haben die Untersuchungen von NATHANSOHN (1900) und WASILIEWSKI (1902) ergeben, daß man durch Anwendung gewisser Anaesthetica (Aether, Chloralhydrat) in den Zellen von Spirogyra und in den Zellen der Wurzelspitze von Vicia faba die normale Kernteilung (Mitose) in die sog. direkte Kernteilung überführen kann; dabei wird der Kern ohne ein Auftreten von Chromosomen und ohne Spindelbildung in zwei Teile zerlegt, und zwischen ihnen tritt dann die Scheidewand auf. Die Tochterzellen, die auf diese Weise entstanden sind, verhalten sich in jeder Hinsicht normal und können sich auch fernerhin wieder mitotisch teilen. Es gibt aber auch Zellteilungen, die ohne sichtbare Beteiligung des Zellkernes stattfinden. Dies ist z. B. der Fall bei den vielkernigen Zellen von Cladophora; ihre Teilung verläuft geradeso wie die von Spirogyra, aber die Scheidewand tritt nicht in einer Kernspindel auf. Auch die Zellen von Cyanophyceen und Bakterien zeigen normale Zweiteilung, und sie besitzen aller Wahrscheinlichkeit nach überhaupt keinen Kern. Ferner gelang es GERASSIMOFF (1899), durch geeignete Prozeduren bei Spirogyra die Teilung so abzuändern, daß von den zwei entstehenden Zellen die eine zwei Kerne, die andere gar keinen erhielt; obwohl also hier die Scheidewand nicht in den Spindelfasern auftreten konnte, so war

sie doch von einer normalen nicht zu unterscheiden. In einigen Versuchen konnte GERASSIMOFF (1901) auch Zellen während der Teilung so beeinflussen, daß die Kernteilung unterblieb, während die Zellteilung ausgeführt wurde; es erhielt eine Tochterzelle einen, die andere keinen Kern. Die kernhaltige Zelle und ihre Descendenten zeichneten sich dann für längere Zeit durch bedeutendere Größe aus; sie erreichten eine größere Länge, ehe sie sich von neuem zu einer Teilung anschickten. Der Kern hat also einen gewissen Einfluß auf die spezifische Teilungsgröße, die auch sonst von mancherlei inneren und äußeren Faktoren abhängt. Wir können auf diese nicht näher eingehen und wollen nur noch hervorheben, daß besonders ein innerer Faktor, nämlich die Funktion der Zelle, in auffallender Weise die Teilungsgröße beeinflußt. Damit hängt die so verschiedene Größe differenter Zellen in einer komplizierten Pflanze zusammen; aber auch schon bei ganz einfachen Organismen können wir dieselbe Erscheinung beobachten. Man vergleiche z. B. die Größendifferenz zwischen den gewöhnlichen vegetativen und den geschlechtlichen (männlichen) Zellen bei Oedogonium. — Trotz ihrer Veränderlichkeit ist die Teilungsgröße der Zelle im allgemeinen ein Charakter der Spezies: so kleine Zellen wie bei den Bakterien sind bei Phanerogamen unbekannt, so große wie bei Caulerpa etc. finden sich bei letzteren nur vereinzelt und in Anpassung an ganz spezielle Funktionen (Milchsaftzellen).

Wenn nach Erreichung einer bestimmten Größe die Zelle sich halbiert, so geht sie damit wieder auf ihr Normalmaß zurück, und in der Tat sehen wir zu diesem Rückgang in der Regel die Zweiteilung verwendet. Manchmal aber erfolgt auch eine Vielzellbildung, es entstehen vier oder beliebig viele Zellen auf einmal aus einer. Beispiele hierfür anzuführen und die Stellung der Wände zu besprechen, würde uns zu weit führen, und wir verweisen deshalb auf eingehende Darstellungen der Morphologie der Zelle.

Wenn demnach für gewöhnlich ein gewisses Wachstum der Zellteilung vorauszugehen pflegt, so ist dieses doch nicht allgemein eine Bedingung für die Teilung. Gewisse embryonale Zellen zerfallen vielmehr ohne wesentliches Wachstum in zahlreiche kleine Zellen; so z. B. die Eizellen von Fucus, die Sporen mancher Lebermoose und Pilze, die Segmente der Scheitelzelle von Stypocaulon, von denen noch in der nächsten Vorlesung die Rede sein wird.

Literatur zu Vorlesung 21.

ASKENASY. 1890. Ber. D. bot. Ges. **8**, 61.
BERTHOLD. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
BOHLIN, K. 1897. Bihang svenska Vet. Akad. Handl. **23**.
COPELAND. 1896. Einfl. d. Temperatur und des Lichtes auf den Turgor. Diss. Halle.
CORRENS. 1889. Flora **72**, 298.
— 1891. Jahrb. wiss. Bot. **23**, 254.
— 1894. Jahrb. wiss. Bot. **26**, 587.
— 1898. Botan. Ztg. **56**, II. Abt., Sp. 221.
DRIESCH. 1901. Die organischen Regulationen. Leipzig.
ERRERA. 1886. Bot. Centralbl. **34**, 395.
FITTING. 1900. Botan. Ztg. **58**, 107.
GERASSIMOFF. 1899. Bullet. soc. d. Naturalist. d. Moscou 1899, 220.
— 1901. Bull. soc. d. Naturalist. d. Moscou 1901, 185.
HABERLANDT. 1887. Funktion u. Lage des Zellkernes. Jena.
— 1889. Oestr. Botan. Ztg. (Nr. 3).

Hirn. 1900. Monographie u. Ikonographie der Oedogoniaceen. Acta Soc. scient. Fenn. **27**.
Hofmeister. 1867. Die Lehre v. d. Pflanzenzelle. Leipzig.
Kolkwitz. 1896. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **1**, 246.
Krabbe. 1887. Jahrb. f. wiss. Bot. **18**, 346.
Meyer, Arthur. 1881. Botan. Ztg. **39**, 841.
— 1895. Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena.
Müller. 1890. Entstehung von Kalkoxalatkristallen in Zellmembranen. Diss. Leipzig.
Nägeli. 1858. Pflanzenphys. Unters. 2. Die Stärkekörner p. 281.
Nathansohn. 1900. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 48.
Noll. 1887. Abh. d. Senkenbergschen Gesellsch. **15**, 101.
— 1895. Flora **81**, 65.
Pfeffer. 1892. Abh. math.-phys. Cl. K. Sächs. Ges. d. Wiss. **18**.
— 1893. Druck u. Arbeitsleistung (Abh. math.-phys. Cl. K. Sächs. Ges. d. Wiss. **20**).
Reinhardt. 1892. Jahrb. wiss. Bot. **23**, 479.
— 1899. Festschr. für Schwendener. Berlin.
Sachs. 1878/9. Arb. bot. Instit. Würzburg **2**, 46; 2, 185.
Schimper. 1881. Botan. Ztg. **39**, 185.
Schmitz. 1880. Verhandl. naturw. Verein d. Rheinlande. **36**.
Strasburger. 1888. Kern- u. Zellteilung im Pflanzenreich. Jena.
— 1882. Ueber den Bau u. d. Wachstum der Zellhäute S. 189. Jena.
— 1889. Histolog. Beitr. Heft 2. Jena.
— 1898. Jahrb. wiss. Bot. **31**, 511.
Townsend. 1897. Jahrb. wiss. Bot. **30**, 484.
Traube. 1867. Archiv f. Anat. u. Phys. S. 87.
Wasiliewski. 1902. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 377.
Wiesner. 1886. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-nat. Klasse **93**.
— 1892. Die Elementarstruktur u. das Wachstum d. leb. Substanz. Wien.
Wildeman. 1893. Mém. couron. par l'acad. Belg. in 4° **53**.
Wille. 1886. Ueber d. Entw. der Pollenkörner d. Angiospermen. Christiania.
Zacharias. 1888. Botan. Ztg. **46**, 33.
— 1891. Flora **74**, 466.
Zimmermann. 1893. Beitr. z. Morph. d. Pflanzenzelle **1**, 209.

Vorlesung 22.

Der Vegetationspunkt.

Die bei der Zellteilung entstandenen Tochterzellen können sich entweder voneinander trennen, oder sie können miteinander verbunden bleiben. Trennen sie sich, so ist die betreffende Pflanze einzellig im wahrsten Sinne des Wortes, im anderen Fall entstehen Zellaggregate, die in Form von Zellfäden, Zellflächen und Zellkörpern aufzutreten pflegen, je nachdem das Wachstum in ein, zwei oder drei Richtungen des Raumes erfolgt. Da nun alle Zellen eines solchen Aggregates unter sich gleich sind, und jede einzelne physiologisch vollkommen selbständig ist, so ist der Unterschied zwischen Organismen, die in Form von solchen Aggregaten (Kolonien) erscheinen, und solchen, die streng einzellig sind, ein geringer, und zahllose Uebergänge kommen zwischen ihnen vor; ja es kann sogar ein und dieselbe Pflanze je nach äußeren Umständen einzellig oder koloniebildend auftreten.

Aber nicht immer sind die zwei Schwesterzellen morphologisch und physiologisch gleich, vielmehr treten uns, je höher wir in der

Reihe der Organismen aufsteigen, desto mehr sichtbare Differenzen zwischen den einzelnen Zellen entgegen, denen Verschiedenheiten in der physiologischen Leistung entsprechen. Jetzt hat nicht mehr jede Zelle die gleiche Funktion; es ist eine „Arbeitsteilung" eingetreten, und diese bedingt es, daß die einzelnen Zellen ihre physiologische Selbständigkeit verlieren, in gegenseitige Abhängigkeit geraten, schließlich gar nicht mehr einzeln lebensfähig sind und nur im Verband zu einem „differenzierten" Ganzen funktionieren können. Vor allen anderen Differenzierungen pflegt eine Trennung in wachstumsfähige Bildungszellen und ausgewachsene Dauerzellen einzutreten, und da die Bildungszellen nicht unregelmäßig zwischen den Dauerzellen gelagert sind, sondern im einfachsten Fall ein Ende des ganzen Pflanzenkörpers einnehmen, so hängt mit dieser ersten Differenzierung gewöhnlich auch die Ausbildung zweier Pole an der Pflanze zusammen, die Ausbildung von Basis und Spitze. Betrachten wir als einfachstes Beispiel einen Zellfaden, so kann derselbe aus einer Reihe zylindrischer Zellen *a*, *b*, *c* aufgebaut sein, die alle ausgewachsen sind; an der Spitze sitzt die allein wachstumsfähige Zelle (die Scheitelzelle *s*), die sich schon durch ihre Gestalt von den anderen unterscheidet. Hat die Scheitelzelle eine gewisse Länge erreicht, so teilt sie sich, und die der Zelle *c* anliegende Tochterzelle *d* wird zur Dauerzelle, die andere *s'* bleibt Scheitelzelle, und so setzt sich der Prozeß in infinitum fort. Man nennt die Scheitelzellen auch embryonale Zellen und die aus ihnen hervorgehenden Zellen somatische Zellen; dementsprechend heißen die höheren Pflanzen, die diese Differenzierung aufweisen, Somatophyten, die niedrigen dagegen, die keinen ausgewachsenen Teil, kein „Soma" besitzen, Asomatophyten (Pfeffer, Phys. II, § 2). Wenn nun auch in der Natur der Uebergang von der „embryonalen" Zelle zur ausgewachsenen oder „somatischen" Zelle sich allmählich vollzieht, so ist darum der Gegensatz zwischen beiden doch ein bedeutender. Besser tun wir freilich, wenn wir hier nicht von Zellen, sondern viel allgemeiner von „Substanz", also von „embryonaler" und „somatischer Substanz" reden; denn die embryonale Substanz muß nicht, wie in unserem Beispiel, gerade den Raum einer Zelle einnehmen, sie kann auch aus vielen Zellen bestehen, oder sie kann nur ein Teil einer Zelle sein. — Die Orte, an denen embryonale Substanz in der Pflanze vorkommt, nennt man mit einem alten Ausdruck: „Vegetationspunkte". Der Vegetationspunkt liegt aber nicht immer an der freien Spitze des Pflanzenkörpers; er kann auch an der Basis liegen, oder an der Grenze von zwei somatischen Stücken; man unterscheidet danach den terminalen, den basalen und den interkalaren Vegetationspunkt.

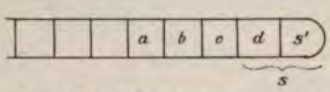


Fig. 62. Schema eines Zellfadens mit Scheitelzelle *s*.

Im einfachsten Falle besteht die ganze Tätigkeit des Vegetationspunktes in der Verlängerung des schon existierenden Körpers. Wenn aber die Pflanze verzweigt ist, dann fällt dem Vegetationspunkt auch noch die weitere Aufgabe zu, diese Auszweigungen zu produzieren.

Die Bildung von Auszweigungen am Vegetationspunkt kann sich in zweifacher Weise vollziehen. Bei manchen Pflanzen bilden sich zwei

Auszweigungen gleichzeitig; die bisherige Wachstumsrichtung wird aufgegeben, und statt einer geradlinigen Verlängerung des Pflanzenkörpers tritt eine Gabelung, eine Dichotomie ein. Als Beispiel sei die Alge Dictyota genannt, bei der die Dichotomie durch eine Längsteilung der Scheitelzelle (*a* in Fig. 63) eingeleitet wird. In ähnlicher Weise findet sich die Dichotomie bei manchen Lebermoosen; dagegen ist sie bei den höheren Pflanzen selten (Lycopodium und Selaginella; Sprosse und Wurzeln). Bei den höchsten Pflanzen tritt ganz allgemein, bei niedrigen schon außerordentlich häufig der andere Typus, die seitliche Verzweigung auf, d. h. es findet außer der geradlinigen Verlängerung des Körpers auch noch die Bildung seitlicher Vorwölbungen am Vegetationspunkt statt; damit ist dann ein Gegensatz zwischen einer Achse und ihren Seitengliedern gegeben. In der Regel werden nun Seitenglieder nicht nur einmal oder einigemal vom Vegetationspunkt gebildet, sondern sie treten meistens in großer Zahl fortwährend oder in periodischen Intervallen auf, und ihre Entwicklungsfolge ist dann eine ganz bestimmte, nämlich eine progressive; die jüngsten stehen dem Vegetationspunkt am nächsten, je weiter wir uns von ihm entfernen, auf desto ältere Seitenglieder treffen wir. Je nachdem dann der Vegetationspunkt an der festgewachsenen Basis oder an der freien Spitze der Achse liegt, ist die progressive Entwicklung eine basipetale oder eine akropetale; eine Beispiel für basipetale Entwicklung gibt Fig. 64, für die gewöhnlichere akropetale Entstehungsfolge die Fig. 65 und 66.

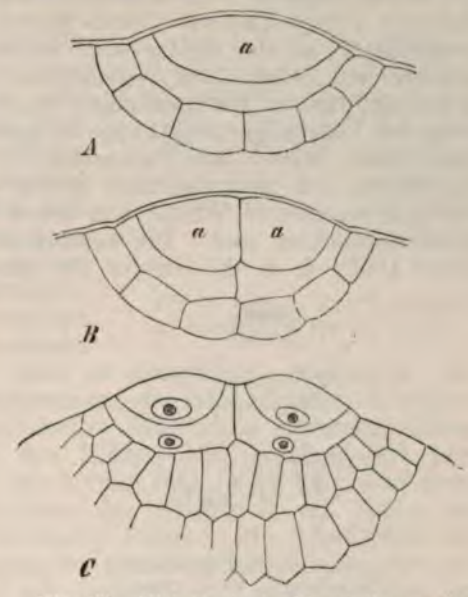


Fig. 63. Dichotomie des Vegetationspunktes von Dictyota. *a* Scheitelzelle. Vergr. 500. Nach DE WILDEMAN aus „Bonner Lehrbuch".

Fig. 64. Arthrocladia villosa, Kurztrieb mit basalem Vegetationspunkt *v*. 1, 2, 3 . . . basipetal entstandene Seitenzweige. Nach FALKENBERG, (1882, Algen in SCHENKS Handbuch der Botanik).

In der Anordnung der Seitenorgane am Vegetationspunkt treten uns bestimmte Symmetrieverhältnisse, also rein geometrische Beziehungen, entgegen, die eingehender betrachtet werden müssen. Man kann radiäre, bilaterale und dorsiventrale Vegetationspunkte unterscheiden; die radiärsymmetrischen lassen sich der Länge nach in drei oder mehr spiegelbildlich gleiche Hälften teilen, bei den bilate-

ralen gibt es nur zwei, bei den dorsiventralen nur eine solche Symmetrieebene.

Einen radiären Vegetationspunkt zeigt uns z. B. Fig. 65 von der Siphonee Dasycladus. Diese Meeresalge besteht aus einer langgestreckten, an der Spitze sich verlängernden, an der Basis festgewachsenen Zelle. Ihre Seitenorgane sind in regelmäßigen Wirteln an tonnenförmigen Anschwellungen der Achse angeordnet. Unmittelbar unter der Vegetationspunktkuppe ist gerade ein solcher aus 14 Gliedern bestehender Wirtel hervorgesproßt; in beträchtlichem Abstand von ihm finden sich zwei successiv ältere, aus der gleichen Anzahl von Gliedern bestehende Wirtel, von denen in der Figur nur die Ansatzstellen gezeichnet sind. Die aufeinanderfolgenden Wirtel alternieren (Noll 1896), d. h. die Glieder des höheren stehen über den Lücken

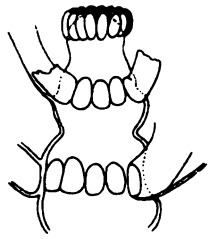


Fig. 65. Dasycladus clavaeformis. Vegetationspunkt mit 3 Wirteln von Aesten. Nach Cramer, 1887. Vergr. 40.

Fig. 66. Vegetationspunkt von Hippuris vulgaris. Nach Sachs (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, I. Aufl. Fig. 307).

zwischen je zwei Gliedern des tieferen Wirtels. Diese Alternanz der Glieder tritt uns als allgemeine Regel bei wirtliger Anordnung von Seitenorganen entgegen, einerlei ob es sich um einfache Ausstülpungen aus einer Zelle, wie bei Dasycladus, oder um komplizierte Organe, wie bei den Blättern höherer Pflanzen, handelt; Störungen in der Alternanz werden aber stets (auch bei Dasycladus) beobachtet, wenn die Zahl der Wirtelglieder sich ändert, und eine Zunahme derselben tritt z. B. regelmäßig mit dem Erstarken der Pflanze ein. — Die Wirtel von Dasycladus sind noch aus dem Grund beachtenswert, weil sie in beträchtlicher Entfernung voneinander angelegt werden. Viel gewöhnlicher ist der in Fig. 66 dargestellte Fall; auch hier finden sich alternierende Wirtel, aber sie sind so dicht aneinander gedrängt, daß sämtliche Seitenglieder in Berührung (Kontakt) mit einigen ihrer Nachbarn stehen.

Ein anderer Typus der Anordnung seitlicher Organe tritt uns entgegen, wenn wir die „Wirtelstellung“ jetzt verlassen und uns zur „Schraubenstellung“ wenden. Charakteristisch für diese ist, daß in einer bestimmten Höhe der Achse nur eine einzige seitliche Auszweigung steht, nicht deren zwei oder viele. Wir wollen einen sehr einfachen Fall an einem Schema betrachten. In der üblichen Weise sind in Fig. 67 *1.* die Basalteile von Blättern nach ihrer gegenseitigen Lage und nach ihrer Stellung zu der im Centrum des Systems befindlichen Achse eingezeichnet. Das am tiefsten stehende Blatt trägt die Ziffer *1*, das höchste ist mit *6* bezeichnet. Es ist nun leicht ein-

zusehen, daß sämtliche Blätter in fünf Längszeilen („Orthostichen") stehen, und daß man beim Fortschreiten von Blatt *1* zu den folgenden immer einen Schritt von $^2/_5$ der Kreisperipherie zurückzulegen hat. Wie die Seitenansicht Fig. 67, *2*. zeigt, kann man also die successiven Blätter durch eine Schraubenlinie (sog. „Grundspirale") verbinden, und auf dieser steht Blatt *6* genau über *1*, (Blatt *7* über *2*). Man bezeichnet diese sehr häufig vorkommende Stellung als $^2/_5$-Stellung und man wird sich leicht klar machen können, was dann unter $^1/_3$-, $^3/_8$-, $^5/_{13}$ etc. -Stellung zu verstehen ist. Bei einfachen Anordnungen wie der $^1/_3$- oder $^2/_5$-Stellung entspricht die Bezifferung der Glieder meistens ihrer Entstehungsfolge. Aber auch so komplizierte Stellungen, wie sie z. B. die Blüten auf der Infloreszenz der Sonnenblume aufweisen, erlauben nach gewissen geometrischen Regeln die einzelnen Seitenglieder zu beziffern und aus den Ziffern die „Grundspirale" herzuleiten. Diese hat aber hier gar keinen Sinn, denn man darf nicht glauben, daß auch die Entwicklung der Glieder in der Reihe vor sich gehe, wie die Ziffern aufeinander folgen. Die Ausbildung der Seitenglieder findet vielmehr häufig auf der einen Seite des Vegetationspunktes rascher statt als auf der anderen, und es richtet sich der Ort, an dem ein junges Glied auftreten soll, durchaus nicht nach der Stellung des in der Bezifferung ihm vorangehenden, aber räumlich weit von ihm entfernten Organs. Die Stellung des neuen Gliedes hängt vielmehr meistens nur von seinen unmittelbaren Nachbarn ab, und es werden gewisse „Schrägzeilen" (Parastichen), von denen bei Helianthus häufig 55 in der einen, 89 in der anderen Richtung verlaufen, solange wie möglich regelmäßig weiter gebaut. Ihre Regelmäßigkeit hört aber auf, wenn die Raumverhältnisse am Vegetationspunkt sich ändern, wenn das Verhältnis zwischen dem Durchmesser der Seitenglieder und dem des Vegetationspunktes variiert (vgl. Schwendener 1878, Hofmeister 1868).

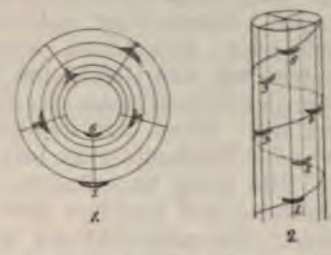


Fig. 67. Schema einer $^2/_5$-Stellung. *1* im Grundriß, *2* von der Seite.

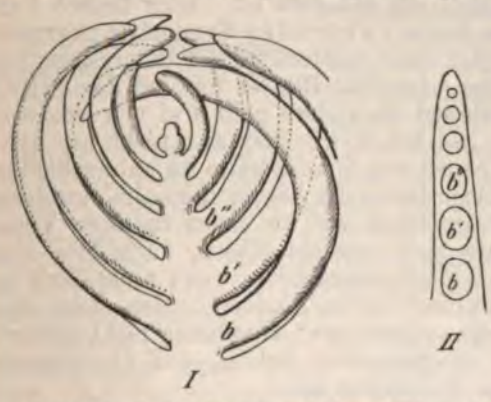


Fig. 68. *I* Vegetationspunkt von Caulerpa Holmesiana (nach Reinke, 1899). *II* Schematische Darstellung des gleichen Präparates nach Drehung um 90°.

Es ist uns nicht möglich, weiter auf die Anordnung von Seitengliedern einzugehen, wir verweisen darum auf die betreffende Spezialliteratur (Bravais 1837—39, A. Braun 1831, Hofmeister 1868, Schwendener 1878, Goebel 1898) und heben hier nur noch hervor, daß die Gesamtverteilung der Seitenorgane in den bisherigen Beispielen eine allseitig gleichmäßige

ist, so daß wir eben einen radiären Vegetationspunkt vor uns haben. Als Beispiel für einen bilateralen Vegetationspunkt diene nun Fig. 68, die von einer einzelligen Alge, Caulerpa Holmesiana, entnommen ist. Die Ausgliederung der Seitensprosse erfolgt hier nur in zwei um 180° voneinander entfernten Flanken, während die in der Figur nach oben und unten schauenden Seiten ohne Auswüchse sind. Drehen wir das Objekt um 90°, so erhalten wir, wenn nur die Ansätze der Seitenglieder gezeichnet werden, ein Bild, wie es Fig. 68 *II* darstellt. Wenn wir dagegen einen radiären Vegetationspunkt um 90° oder überhaupt ganz beliebig um die Längsachse drehen, so bleibt das Bild ganz unverändert. — In Fig. 68 stehen die Seitenglieder paarweise auf gleicher Höhe, wir nennen diese Verzweigung „gefiedert", sie entspricht der wirtligen Auszweigung am radiären Vegetationspunkt. Stehen dagegen die Seitenglieder so wie in Fig. 69

Fig. 69. Vegetationspunkt eines Blattes von Caulerpa obscura (nach Reinke, 1899).

Fig. 70. Infloreszenz von Vicia cracca. *1* von der Bauchseite. *2* von der Rückenseite. Nach Goebel (1880, Taf. X, Fig. 19 u. 20).

„alternierend zweizeilig", so haben wir es mit einer schraubenförmigen Anordnung zu tun, die wir als $^1/_2$-Stellung bezeichnen können. Mit dieser Bezeichnungsweise ist aber auch schon gesagt, daß die bilaterale Symmetrie nur ein Grenzfall der radiären ist. Eine tiefere Verschiedenheit dagegen liegt der dorsiventralen Symmetrie zugrunde (vgl. Goebel 1880). Als Beispiel einer solchen sei die Infloreszenz von Vicia cracca angeführt, bei der sämtliche Blätter nur auf der einen Seite auftreten (Fig. 70 *1*), während die andere ganz frei von Auszweigungen verbleibt (Fig. 70 *2*). So haben wir hier also nicht nur zwei Flanken, sondern auch Rücken und Bauchseite zu unterscheiden. Von großem Interesse ist die Anordnung der Seitenorgane im einzelnen. Sie stehen in regelrechten Parastichen wie an einem radiären Vegetationspunkt, und man könnte sich versucht fühlen, auch hier eine Nummerierung der Organe wie dort auszuführen, wenn nicht der Umstand der einseitigen Entwicklung daran hinderte. Man sieht, daß diese einseitige Entwicklung die „schraubige" Anordnung nicht hindert. Das bestätigt den früher schon gezogenen Schluß, daß die „Grundspirale" für die Pflanze keine Bedeutung hat.

Es bleibt uns nun noch die Form des Vegetationspunktes zu besprechen. In den bisherigen Beispielen war dieselbe im allgemeinen eine schlank paraboloidische, eine „kegelförmige", wie man gewöhnlich, weniger genau, sagt. Daneben findet sich aber sehr häufig eine flach-kegelförmige oder scheibenförmige Gestalt. Solche Formen treten uns z. B. nicht selten in der floralen Region der

höheren Pflanzen entgegen, und von ihnen führen Uebergänge zum eingesenkten Vegetationspunkt, bei welchem die etwas älteren Teile die eigentliche „Spitze“ kraterförmig umwachsen und die neu auftretenden Organe an der Innenwand des Kraters, nach unten fortschreitend, sich entwickeln (Fig. 71). Dabei ist zu bemerken, daß diese Form des Vegetationspunktes nicht nur dann auftreten kann, wenn das aus der Anlage sich entwickelnde Gebilde bei seiner definitiven Fertigstellung krugartig vertieft ist (z. B. viele Blüten), sondern daß durch nachträgliche Veränderungen diese Vertiefung

Fig. 71. Längsschnitt durch ein Köpfchen der Sonnenblume. Der etwas vertiefte Vegetationspunkt ist in der Mitte noch frei von Blütenanlagen. Schwach vergrößert.

Fig. 72. Sproßscheitel einer Phanerogame. *v* Vegetationspunkt, *f* Blattanlagen, *g* Achselknospen. Vergr. 10. Aus „Bonner Lehrbuch“.

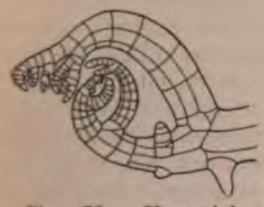


Fig. 73. Herposiphonia repens. *v* Vegetationspunkt. Nach Goebel, (1880).

wieder ausgeglichen werden kann. Im letzteren Falle hat die eingesenkte Lage des Vegetationspunktes wohl nur die Bedeutung, den empfindlichsten Teil vor Schädigungen durch die Außenwelt zu bewahren. Solche Schutzvorrichtungen werden aber auch auf andere Weise erzielt: sehr verbreitet ist z. B. die Bildung von Knospen; hierbei wachsen die seitlichen Auszweigungen rascher als die Spitze des Vegetationspunktes, und sie krümmen sich außerdem derartig, daß sie die Spitze umhüllen. Fig. 72 mag einen Begriff von dem Aussehen einer solchen Knospe im Längsschnitt geben. In anderer Weise, nämlich durch Einrollung, wird an dorsiventralen Vegetationspunkten nicht selten eine Schutzvorrichtung erzielt (Fig. 73).

Daß es die Aufgabe der Vegetationspunkte ist, unter stetiger Verlängerung ihrer Achse Seitenglieder zu bilden, wissen wir jetzt. An den Seitengliedern wiederholen sich aber im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie an der Achse. Sie haben ebenfalls einen Vegetationspunkt, der durch Hervorwölbung aus dem Hauptvegetationspunkt entstanden ist; er verlängert die Achse zweiter Ordnung und sorgt eventuell auch für Seitenglieder an ihr. — Die Seitenglieder erster Ordnung verhalten sich aber nicht alle

gleich, und schon bei vielen Algen kann man zwei Typen von ihnen unterscheiden: solche, die sich in allen wesentlichen Punkten wie die Hauptachse verhalten, die Langtriebe, und solche, deren Vegetationspunkt nach kurzer Zeit seine Tätigkeit einstellt, die Kurztriebe. Meist ist der Unterschied zwischen ihnen kein prinzipieller, und Zwischenstufen sind nicht selten.

Ganz besondere Verhältnisse erregen unsere Aufmerksamkeit bei den höchsten Pflanzen, insbesondere den Phanerogamen. Der Sproß trägt hier an seinem axilen Teil, dem Stamm, zunächst einmal diejenigen Seitenorgane, die als Blätter bezeichnet werden. Man kann sich wohl vorstellen, daß diese Organe phylogenetisch von Kurztrieben abzuleiten sind, in der Gegenwart aber zeigen sie zumeist auffallende Unterschiede von solchen. Von diesen interessiert uns an dieser Stelle vor allem der durch die Verschiedenheit des Wachstums bedingte. Die Blätter haben im allgemeinen eine sehr beschränkte Wachstumsfähigkeit, nach kurzer Zeit sind sie ausgewachsen, und ihr Vegetationspunkt ist als solcher verschwunden, d. h. er ist in Dauergewebe übergegangen. Auch bei den Kurztrieben ist das Wachstum, wie wir gehört haben, ein beschränktes, aber es bleibt vielfach der Vegetationspunkt noch erhalten, und er kann, wenn er von passenden Reizen getroffen wird, von neuem zur Organbildung übergehen; ein Kurztrieb kann sehr häufig noch nachträglich in einen Langtrieb umgewandelt werden, während die Umwandlung eines Blattes in einen Kurz- oder Langtrieb niemals gelingt. Das sind freilich Regeln, und Regeln sind durch Ausnahmen gekennzeichnet. So kennen wir in der Tat bei gewissen Farnen und anderwärts Blätter, die längere Zeit, oft sogar mehrere Jahre hindurch mit apikalem Vegetationspunkt wachsen. Wir kennen auf der anderen Seite zahlreiche Kurztriebe, bei denen durch Aufbrauchen des Vegetationspunktes die Entwicklung dauernd eingestellt ist. Als Beispiel seien einmal viele in einem Dorn endigende Sprosse, sodann die Blüten genannt, bei welchen gewöhnlich der Vegetationspunkt in der Ausbildung des Fruchtknotens aufgeht. Der eine angeführte Unterschied zwischen Kurztrieb und Blatt genügt also nicht zur Charakterisierung, es kommen noch andere hinzu, von denen wir aber nur auf einen eingehen können; er betrifft die Stellung an der Achse.

Es gibt eine ganze Anzahl von Pflanzen, die nur eine einzige Achse ausbilden und an dieser als Seitenorgane nur Blätter produzieren; dahin gehört Isoetes, manche Farne und Palmen; in zweiter Linie sind dann viele Coniferen zu nennen, die nur vereinzelte Seitenzweige anlegen. Das Gros der höheren Pflanzen erzeugt aber ebensoviele Seitensprosse als Blätter. Dabei bestehen dann ganz bestimmte Beziehungen zwischen Blatt und Seitensproß. Der letztere wird in dem oberen Winkel des Blattansatzes, in der sog. Blattachsel angelegt (Fig. 72, *g*) und heißt deshalb auch Achselsproß. Seine Ausbildung findet bald mehr auf der Basis des Blattes, bald mehr an dem darüber befindlichen Stammteil statt; sie erfolgt zeitlich bald unmittelbar nach der Anlage der Blattes, bald erheblich später.

Die angedeuteten Beziehungen zwischen Blatt und Achselsproß können dazu dienen, beiderlei Organe voneinander zu unterscheiden, aber sie gelten nur für radiäre (und bilaterale) Sprosse. Ist dagegen der Vegetationspunkt dorsiventral, so pflegen die Blätter auf seiner Rückenseite, die Seitensprosse auf den Flanken und die Wurzeln auf der

Bauchseite (allerdings erst in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt) zu stehen.

Die Seitenglieder können nun auch ihrerseits wieder verzweigt sein. Die Sprosse zweiten etc. Grades wiederholen dabei die Verhältnisse, die wir für diejenigen ersten Grades besprochen haben. Anders die Blätter. Die Blattspreite, der Teil, der uns allein jetzt interessiert, ist sehr häufig flächenförmig, mit ausgesprochener Rücken- und Bauchseite, also dorsiventral. Diese Fläche kann eine einheitliche, sie kann aber auch eine verzweigte sein. Die Verzweigung kommt manchmal (Palmen, manche Araceen) dadurch zustande, daß eine ursprünglich einheitliche Blattfläche durch nachträglich auftretende Risse zerteilt wird, für gewöhnlich aber werden die Seitenglieder von vornherein als solche angelegt. Vereinzelt findet sich dichotome Gabelung (Farne, doch auch manche Dicotylen, wie Utricularia, Ceratophyllum, manche Droseraarten), meistens ist jedoch die Verzweigung eine seitliche und schreitet dann in den einfachen Fällen, die wir allein hier ins Auge fassen, entweder von der Basis nach der Spitze (Umbelliferen, Leguminosen) oder umgekehrt von der Spitze nach der Basis vor (Rosa, Potentilla), oder schließlich sie beginnt in der Mitte und geht nach zwei Richtungen weiter (Achillea millefolium). Jedes so entstandene Glied kann sich in der gleichen Weise wieder verzweigen. Alle Auszweigungen entstehen an den Flanken des Muttergliedes, und die einzelnen „Blättchen" liegen dementsprechend mehr oder weniger in einer Ebene. Der Umstand aber, daß die Blätter sich meist in einer Knospe, d. h. in einem engen, von älteren Blättern gebildeten Raum entwickeln, bedingt vielfache Abweichungen von der flächenförmigen Gestalt. Gewöhnlich wird diese dann erst bei der Entfaltung eingenommen, und in der Knospe hat das Blatt oft eine äußerst komplizierte räumliche Lagerung seiner Glieder („Knospenlage").

Fig. 74. Caulerpa prolifera. *a* Vegetationspunkt *b* Blätter, *r* Wurzeln. Aus „Bonner Lehrbuch".

Der Besprechung der Ausgliederung an Stamm und Blatt hätte naturgemäß die an der Wurzel zu beobachtende Verzweigung zu folgen. Besondere Umstände bringen es aber mit sich, daß wir diese erst behandeln können, wenn wir den zelligen Bau des Vegetationspunktes untersucht haben. Die verschiedenen Formen von Organbildung, die wir bisher kennen gelernt haben, treten ja, darauf sei nochmals aufmerksam gemacht (vgl. S. 232), nicht nur bei höheren vielzelligen

Pflanzen auf, sondern auch bei einzelligen. Insbesondere ist in der Beziehung die vielgestaltige Siphoneen-Gattung Caulerpa zu erwähnen, die durchaus den Habitus einer kriechenden höheren Pflanze hat. Ihr dorsiventraler Vegetationspunkt erzeugt einen horizontal wachsenden Stamm, der auf der Oberseite Blätter, auf der Unterseite Wurzeln, gelegentlich auch einmal an den Flanken Seitenzweige produziert — und trotzdem besteht die ganze, viele Zentimeter oder gar Dezimeter große Pflanze nur aus einer Zelle. Die vollkommene Uebereinstimmung zwischen dem Vegetationspunkt dieser einzelligen und dem einer „vielzelligen" Pflanze, zeigt nun auf das Deutlichste, daß die Zellteilung nicht die Wichtigkeit besitzen kann, die man ihr lange Zeit zuschrieb. Trotzdem ist sie natürlich von Interesse, und wir müssen ihr schon ein paar Worte widmen. Wir lassen dabei aber die einfachen Vegetationspunkte, die einen unverzweigten Pflanzenkörper (Zellfaden, Zellfläche, Zellkörper) ausbilden, beiseite, betrachten nur die verzweigten und beschränken uns auch noch bei diesen auf die seitliche Verzweigung.

Im einfachsten Fall ist dann der Vegetationspunkt eine einzige terminale Zelle, die Scheitelzelle. Sie (*s* in Fig. 75) bedingt z. B. bei Stypocaulon den Zuwachs der Hauptachse und an ihr treten abwechselnd nach rechts oder links gerichtete seitliche Ausbuchtungen auf, die Anfänge der Seitenzweige. Kaum entstanden, werden diese durch eine uhrglasförmige Wand abgetrennt (*1*. Fig. 75), während die Spitze der Scheitelzelle sich noch weiter verlängert. Erst nachdem diese eine recht beträchtliche Länge erreicht hat, zerfällt sie durch Querteilung in zwei Zellen. Die obere behält den Charakter der Scheitelzelle bei und würde also nach einiger Zeit einen Seitenzweig nach links entwickeln, die untere zerfällt durch successive Teilungen in eine ganze Reihe von Zellen, sie wird zu einem „Zellkörper".

Fig. 75. Stypocaulon scoparium. *s* die Scheitelzelle, 1, 2, 3, 4 successive ältere seitliche Ausgliederungen.

Dieser Fall ist extrem. Gewöhnlich erfolgen die Auszweigungen nicht aus der Scheitelzelle selbst, sondern aus den von ihr abgeschnittenen „Segmenten". Der Vegetationspunkt ist also nicht auf die Scheitelzelle beschränkt, sondern umfaßt außer ihr noch eine Anzahl von Zellen, und er geht rückwärts ohne scharfe Grenze in die ausgewachsene Zone über. Dabei kann die Gestalt der Scheitelzelle noch ganz ebenso oder wenigstens sehr ähnlich wie bei Stypocaulon sein. Am Stammende der Moose und Farne dagegen treffen wir eine andere Form der Scheitelzelle an, nämlich die sog. zwei- oder dreischneidige. Im letzteren Fall hat sie die Gestalt eines Tetraeders oder einer dreiseitigen Pyramide, deren gewölbte Basis nach außen gekehrt ist. Die Zellteilungen erfolgen parallel den drei nach innen gekehrten Seitenflächen und schreiten in bestimmter Richtung weiter, so daß die einzelnen Segmente, die annähernd abgestutzte dreiseitige Pyramiden darstellen, in drei Längsreihen unterhalb der Scheitelzelle angeordnet sind. Bald aber zerfallen sie durch weitere Scheidewände in eine ganze Anzahl von Zellen.

Komplizierter gestaltet sich der Vegetationspunkt des Stammes der Phanerogamen. Hier ist nicht eine einzelne dominierende End-

zelle vorhanden, auf die man alle anderen Zellen zurückführen könnte; eine Gruppe von mehreren Zellen ersetzt sie. Unsere Fig. 76 stellt den schlank kegelförmigen Vegetationspunkt einer Wasserpflanze im Längsschnitt vor. Ein axiler Strang von Zellen, von „*pl*“ aus aufwärts ziehend, wird von vier mantelförmigen Zellagen *pr* eingehüllt, deren Grenzen ungefähr durch fünf konfokale Parabeln gebildet werden. Diese Parabeln werden dann durch eine Schar rechtwinklig sie schneidender Parabeln durchsetzt, die mit den ersteren gleichen Focus und gleiche Achse haben, aber in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Diese orthogonalen Trajektorien der erstangeführten Parabeln treten freilich nicht so deutlich hervor, weil sie vielfach unterbrochen sind; dagegen sind sie in unserem einer Sachsschen Figur nachgebildeten Schema (Fig. 77) als zusammenhängende Linien eingetragen. An diese Figur wollen wir unsere weiteren Betrachtungen anknüpfen, wobei wir noch ausdrücklich hervorheben, daß die geringen Differenzen, die zwischen dem Schema und der Natur bestehen, für die Richtigkeit unserer Erörterungen irrelevant sind. In dem schematischen Längsschnitt treten uns Zellreihen entgegen, die aussehen wie gekrümmte Zellfäden; die

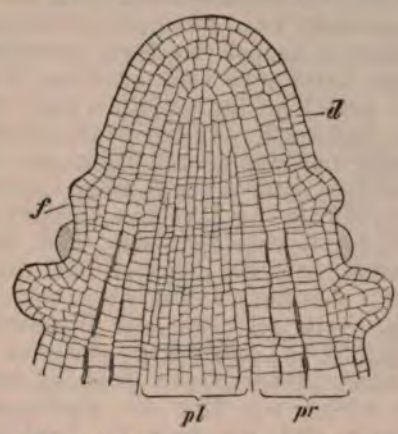


Fig. 76. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt von Hippuris vulgaris f. Blattanlagen. Aus Bonner Lehrbuch.

Fig. 77. Schema eines Vegetationspunktes. Nach Sachs (1878).

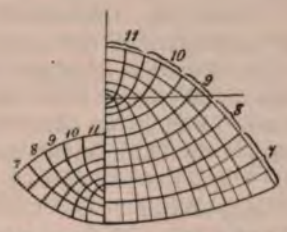


Fig. 78. Schema des Wachstums eines Vegetationspunktes. Die rechte Hälfte stellt ein weiteres Entwicklungsstadium der linken Hälfte vor.

einen, nämlich die der Oberfläche mehr weniger parallel verlaufenden, in der Figur mit römischen Zahlen *I—VI* bezeichneten, wollen wir Perikline, die sie kreuzenden *1—11* antikline Reihen nennen (Sachs 1878). Bei Periklinen und Antiklinen wiederholt sich die gleiche Erscheinung, daß die niedrig bezifferten Reihen flacher verlaufen, während die höher bezifferten immer stärker gekrümmt sind, bis schließlich die höchstbezifferten an der Spitze umgeknickt sind und sich dementsprechend mit ihren zwei Schenkeln in der Achse berühren. Um einen

Begriff vom mutmaßlichen Wachstum eines solchen Vegetationspunktes zu geben, ist in Fig. 78 sein oberster Teil, die Antiklinen *7—11* nochmals gezeichnet und zwar nur links von der Mediane, während rechts von derselben ein späteres Stadium der gleichen 5 Antiklinen dargestellt ist. Aus diesem Schema folgt, daß jede einzelne antikline Zellreihe doppelt so breit geworden ist, als sie zuvor war, und sich dann durch eine neue antikline Wand in zwei Reihen gespalten hat. Die periklinen Reihen haben zwar eine beträchtliche Verlängerung, aber nur an ihrer Basis eine nennenswerte Verbreiterung erfahren; an dieser Stelle sind auch schon Teilungen eingetreten. Diese Konstruktion ist nun aber unter einer ganz speziellen Annahme ausgeführt worden, nämlich, daß die sämtlichen Antiklinen *7—11* in annähernd gleichmäßigem Wachstum begriffen seien, und diese Annahme könnte ja in der Natur für einen gewissen Teil des Vegetationspunktes zutreffen. Sie muß aber nicht zutreffen; es kann ebensogut an der Spitze ein maximales oder ein minimales Wachstum stattfinden und basalwärts allmähliche Aenderung eintreten. Da eben leider die antiklinen Reihen in der Natur nicht so deutlich hervortreten wie im Schema, so wissen wir über die Wachstumsverteilung in ihnen meist nichts. Besser sind wir über die Periklinen orientiert; ihre mit dem Alter ganz allmählich fortschreitende Verbreiterung ist ohne weiteres aus Fig. 76 abzulesen. Sie ist in diesem Beispiel noch nicht so weit vorgeschritten, daß sie zu einer periklinen Teilung geführt hat. Wenn aber der Vegetationspunkt weniger steil ist, dann treten solche perikline Teilungen bald unterhalb seiner Spitze auf. Nur in der äußersten Lage, der künftigen Epidermis (d Fig. 76), unterbleiben sie fast immer. — Viel genauer als am Vegetationspunkt der Phanerogamen läßt sich bei Moosen und Farnen vermöge der außerordentlich regelmäßigen, durch die Tätigkeit der Scheitelzelle bedingten Verhältnisse die Verteilung der Wachstumsintensität feststellen (man vgl. Westermaier 1881).

Was nun schließlich die Richtung der neuen Zellwände betrifft, so bestätigt sich auch an den Vegetationspunkten die Regel, die wir früher kennen gelernt haben. Die neuen Wände stellen durchweg „Minimalflächen" vor, und in sehr vielen Fällen ist der Ansatz der neuen Wände an die schon bestehenden ein rechtwinkliger. Wir können das hier nicht mehr im einzelnen verfolgen.

Die Blattbildung erfolgt stets unterhalb des Scheitels des Vegetationspunktes. Besonders übersichtlich gestaltet sie sich bei den Laubmoosen, da hier aus jedem Segment der Scheitelzelle ein Blatt hervorgeht. Die Blätter müssen also in $^1/_3$-Stellung angelegt werden, doch erfahren die Segmentzellen des Stammes, die sie tragen, sofort nach ihrer Anlage (Correns 1899, Seckt 1901) eigenartige Gestaltsveränderungen, die Torsionen bedingen und so zu komplizierteren Blattstellungen führen. Bei der Anlage des Blattes wölbt sich die Außenwand des Segmentes etwas vor, und aus dieser Vorwölbung entsteht dann die zweischneidige Scheitelzelle, die das Blatt weiter aufbaut. Schon bei den Farnen lassen sich keine Beziehungen mehr zwischen den Stammessegmenten und den Blättern konstatieren, und die Entstehung der letzteren verläuft im wesentlichen wie bei den Phanerogamen, nur daß bei den Farnen noch eine Blattscheitelzelle auftritt, die den Phanerogamen fehlt. Die Blattbildung der Phanerogamen ist schon aus unserer Fig. 76 zu ersehen, deutlicher wird sie, wenn wir das

Sachssche Schema Fig. 79 betrachten. In diesem sind unterhalb des Scheitels *A* bei *B*, *C*, *D* drei successiv ältere Blätter dargestellt. Es zeigt sich, daß das Blatt aus einer oder mehreren benachbarten, antiklinen Zellreihen hervorgeht, die durch verstärktes Wachstum eine Vorwölbung aus der Oberfläche des Vegetationspunktes heraus verursachen. An dieser Vorwölbung nehmen die Zellen aus der Perikline *IV* kaum Anteil; dagegen ist in der Perikline *III* eine außerordentlich lebhafte Wachstums- und Zellbildungstätigkeit zu bemerken, und der so konstituierte Höcker wird von den aus *II* und *I* entstandenen periklinen Lagen umhüllt; dabei hat sich Lage *II* noch verdoppelt, die äußerste (*I*) ist wie überall einschichtig geblieben. Der jugendliche Blatthöcker sieht jetzt noch gerade wie der Stammvegetationspunkt aus, von dem er abstammt; wenn aber später sein Wachstum überwiegend senkrecht zur Ebene der Zeichnung erfolgt, dann kommt die flächenförmige, dorsiventrale Gestalt des typischen Blattes zustande. Die weiteren, am Rand auftretenden Auszweigungen entstehen in derselben Weise, wie der primäre Vegetationspunkt des Blattes. Zu erwähnen wäre noch die Art und Weise, wie das junge Blatt dem Stammvegetationspunkt ansitzt. Zuerst ist die Blattanlage immer mehr oder weniger genau eine Halbkugel, die Berührungsfläche mit dem Stamm bildet also ungefähr einen Kreis (Ellipse, Viereck); häufig schreitet aber die Blattbildung späterhin, nach zwei Richtungen den Vegetationspunkt umgreifend, weiter fort, so daß sie schließlich zu einem Ringwall werden kann, dessen größte Erhebung an der Stelle der ersten Anlage, also in der Mediane, liegt. So werden die scheidenförmig den Stengel umfassenden Blätter gebildet.

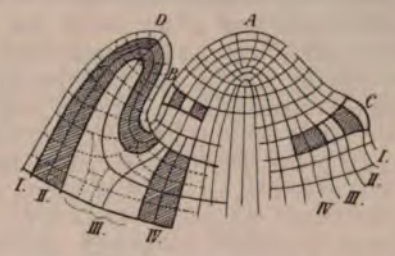


Fig. 79. Schema eines Vegetationspunktes *A*, mit successive älteren Blattanlagen *B*, *C*, *D*. Nach Sachs, (1879).

Wesentlich in der gleichen Weise wie die Blätter entstehen dann auch die Seitenzweige, mit denen wir uns deshalb nicht beschäftigen wollen. Dagegen nimmt die Wurzel wegen ihrer besonderen Eigentümlichkeiten noch unser ganzes Interesse in Anspruch. Der Vegetationspunkt der Wurzel ist stets ein interkalarer und erzeugt nach zwei Richtungen hin verschiedene Gebilde. Die Spitze der Wurzel ist ja immer von der Wurzelhaube umgeben, die den zarten Vegetationspunkt bedeckt und schützt. Demnach ist die Wurzelhaube in ihrer Funktion zu vergleichen mit den freilich auf andere Weise erzielten Schutzvorrichtungen, die bei Besprechung des Stammvegetationspunktes Erwähnung fanden. Die Wurzelhaube besteht aus einem einfachen parenchymatischen Gewebe, das an der äußersten Spitze der Wurzel besonders stark entwickelt ist, aber auch noch seitlich die Wurzel eine Strecke weit einhüllt. Seine Zellen sind von kurzer Lebensdauer; es findet jedoch eine ständige Neubildung derselben aus dem Vegetationspunkt statt. Trotz dieser Neubildung nimmt die Haube an Masse nicht zu, denn die älteren absterbenden Zellen lösen sich ab und gehen zugrunde. Dagegen erfährt die eigentliche Wurzel durch die Tätigkeit des gleichen Vegetationspunktes eine fortdauernde Verlängerung an

der Spitze. — Im einzelnen sind nun am Vegetationspunkt der Wurzel beträchtliche Verschiedenheiten aufgedeckt worden; da es uns aber nur auf die Prinzipien seines Baues ankommt, so können wir uns auf ein Beispiel beschränken und geben in Fig. 80 einen Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Hordeum. Man sieht, daß der Vegetationspunkt der eigentlichen Wurzel ähnlich gebaut ist wie der des Stammes;

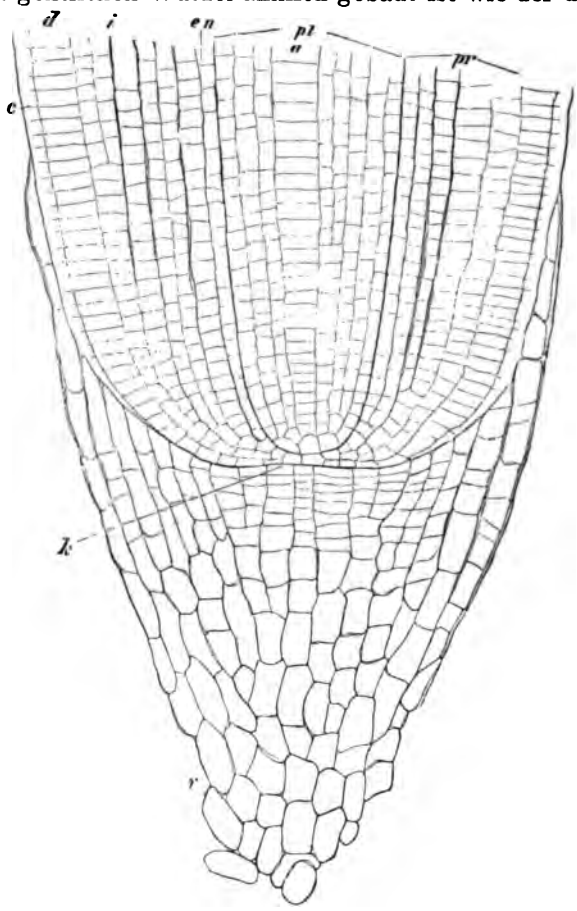


Fig. 80. Medianer Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Hordeum vulgare. *k* Initialen der Wurzelhaube, *r* abfallende Zellen der Haube, *pl* Zentralzylinder, *en* Endodermis, *i* Interzellularen, *d* Epidermis, *c* deren verdickte Außenwand. Aus Strasburger, Das botanische Praktikum, 4. Aufl. Jena 1902.

insbesondere fallen die regelmäßigen Periklinen auf. Die Wurzelhaube hat ihr eigenes Bildungsgewebe bei *k*. Im übrigen vergleiche man die Figurenerklärung. Ist wie bei den Farnen eine Scheitelzelle entwickelt, so ähnelt auch diese in der Art der Segmentabschneidung durchaus der Stammscheitelzelle, nur bildet sie auch noch nach einer vierten Seite, nach außen, Segmente, aus denen hier die Haube sich aufbaut.

Eine große Differenz zwischen Sproß und Wurzel liegt ferner in der Verzweigung. Die Wurzel produziert keine Blätter, keine Sprosse, nur Seitenwurzeln, die der Hauptwurzel sehr ähnlich sind. Dadurch

wird ihre Verzweigung eine außerordentlich einförmige. Aber auch der Entstehungsort der Seitenglieder ist in der Wurzel ein ganz eigenartiger. Eine der Stammknospe entsprechende „Wurzelknospe“ gibt es nicht. Das Ende der Wurzel ist vielmehr auf eine große Strecke hin ganz frei von Seitenwurzeln, und wenn dieselben schließlich in beträchtlicher Entfernung vom Vegetationspunkt erscheinen, so brechen sie aus dem Inneren, aus einer völlig ausgewachsenen Gewebemasse hervor — die Wurzeln entstehen endogen, Blätter und Sprosse dagegen exogen. Auf den ersten Blick könnte es also so scheinen, als ob die Seitenwurzeln gar nicht vom Vegetationspunkt der Hauptwurzel derivierten, als ob sie eine Ausnahme bildeten von der Regel, die man am Sproß konstatieren kann, daß nämlich jeder neue Vegetationspunkt ein Stück eines schon existierenden Vegetationspunktes sei. Wir können aber die Sache auch anders auffassen. Auf einem Querschnitt durch die Wurzel in ihrem eben ausgewachsenen Teil bemerkt man innerhalb der parenchymatischen, mit einer „Endodermis“ abschließenden Rinde eine kreisförmige Lage von Zellen, die als „Perizyklus“ scheidenförmig das zentrale Gefäßbündel umgeben. Dieser Perizyklus läßt sich auf Längsschnitten bis unmittelbar an den Vegetationspunkt verfolgen, und seine Zellen haben die Eigentümlichkeit, daß sie den Charakter der embryonalen Zone sehr lange bewahren; wenn längst ihre ganze Umgebung zu Dauergewebe erstarrt ist, bleiben sie noch bildungsfähig. Der Perizyklus ist also ein Rest des Vegetationspunktes, und aus diesem gehen die Seitenwurzeln hervor. Ihre Anlage im Perizyklus wird durch die Fig. 81 illustriert.

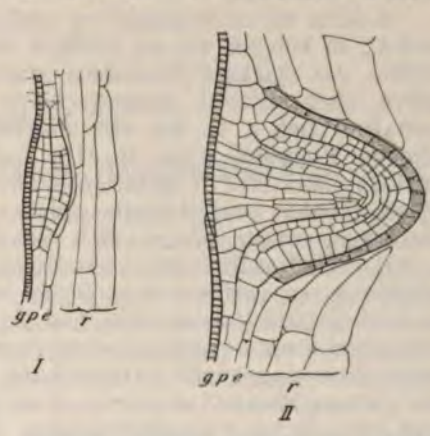


Fig. 81. Entstehung der Seitenwurzel im Perizyklus der Hauptwurzel von Reseda. Nach VAN TIEGHEM, Annales sc. nat. 1898, Ser. 7, Bd. 8. *g* Gefäße, *p* Perizyklus, *e* Endodermis, *r* Rinde.

Nachdem die Wurzel angelegt ist, gelangt sie bei weiterem Wachsen erst durch Lösung und mechanische Zerstörung der Rinde ins Freie. Worin die biologische Bedeutung der späten Bildung der Seitenwurzeln liegt, das wird in der nächsten Vorlesung besprochen werden; für jetzt genügt uns die Tatsache, daß man trotz der späten Bildung die Seitenwurzel aus dem Vegetationspunkt der Hauptwurzel ableiten kann, daß also die oben erwähnte Regel, die man mit SACHS kurz als die „Kontinuität der embryonalen Substanz“ bezeichnen kann, auch für die Wurzel gilt.[1]) Jeder Vegetationspunkt ist also ein Stück eines älteren, alle leiten sich von den Vegetationspunkten des Embryos ab, diese aber sind nur ein Ueberbleibsel der in toto embryonalen Eizelle. Die Eizelle aber deriviert vom Vegetationspunkt einer älteren Pflanze.

[1]) Man vergleiche aber die Abhandlung NOLLS (1903, Biolog. Centralbl. 23, 281), die erst nach Abschluß des Manuskriptes erschien.

Wir dürfen nicht zu erwähnen vergessen, daß neben dieser „normalen“ Entstehung neuer Vegetationspunkte auch eine andere vorkommt. Es sei hier nur an eine bekannte Erscheinung erinnert. Die viel kultivierten Schiefblätter (Begonia) werden in der Weise vermehrt, daß man abgeschnittene Blätter auf feuchten Sand legt. Dann bilden sich aus einzelnen Epidermiszellen (Hansen 1881) neue Sprosse, die rasch Wurzeln bekommen und selbständig werden. Das Blatt aber schließt, wie wir sahen, sein Wachstum überhaupt frühzeitig ab, und die Epidermiszelle eines fertigen Blattes ist das Prototyp einer ausgewachsenen Zelle. Niemals würde dieselbe, solange normale Bedingungen gegeben sind, irgendwelche Aeußerungen von Wachstumsbefähigung zeigen. Wenn dann trotzdem unter gewissen Bedingungen eine solche Zelle zum Vegetationspunkt wird, so zeigt das eben, daß die Fähigkeit dazu in ihr nur geschlummert hat und durch gewisse Reize zur Entfaltung gekommen ist. Solche Fälle von adventiver Entstehung von Vegetationspunkten sind außerordentlich verbreitet. Sie lehren uns, daß der Unterschied zwischen einer ausgewachsenen und einer embryonalen Zelle nur ein quantitativer, kein qualitativer ist, und von der Richtigkeit dieser Tatsache werden wir uns auch noch in der nächsten Vorlesung überzeugen können (Cambium).

Kehren wir noch einmal zu einfachen Pflanzen oder Pflanzenteilen zurück, so können wir da vielfach konstatieren, daß am Vegetationspunkte das stärkste Wachstum stattfindet, unmittelbar hinter demselben aber alsbald ausgewachsene Partien anzutreffen sind. So verhalten sich z. B. die mit ausgesprochenem Spitzenwachstum versehenen Pilzzellen (vgl. S. 316) und die Wurzelhaare. Aber auch an komplizierteren Vegetationspunkten, die seitliche Auszweigungen bilden, können wir dasselbe finden, so z. B. bei Caulerpa, wo das Wachstum rasch hinter dem Scheitel erlischt (vgl. Reinke 1899 S. 61). Und selbst bei vielzelligen Algen zeigt sich dieselbe Erscheinung; so dürfte sich z. B. bei Stypocaulon das ganze Wachstum in der Scheitelzelle abspielen, und die Zellteilung erfolgt in den äußerlich schon ganz ausgewachsenen Segmenten der Scheitelzelle. Gewiß würde eine eingehende Untersuchung noch bei vielen anderen Pflanzen das gleiche Resultat ergeben. Und wunderbar ist das nicht, gibt es doch pflanzliche Organismen genug, die überhaupt keine andere Möglichkeit haben, als das gesamte Wachstum in die embryonalen Zellen zu verlegen, weil sie nur aus solchen bestehen.

Dem gegenüber steht dann ein ganz anderer Typus, der vor allen Dingen durch die höheren Pflanzen repräsentiert wird. Hier ist das Wachstum an den Spitzen des Vegetationspunktes ein äußerst träges und die Pflanzen erreichen die definitive Länge lediglich durch Streckung von Zellen, die schon mehr oder weniger weit vom Vegetationspunktgipfel weggerückt sind. Da haben wir dann mit Sachs eine erste Wachstumsperiode zu unterscheiden, in welcher die Organe angelegt werden, eine zweite, in denen ihre Streckung erfolgt, und meistens auch noch eine dritte, in der die innere Ausbildung abschließt. Selbstverständlich sind diese Perioden durch kontinuierliche Uebergänge verbunden, dennoch sind sie so sehr voneinander verschieden, daß wir der zweiten und dritten in der nächsten Vorlesung eine gesonderte Behandlung zuteil werden lassen müssen, nachdem wir die wichtigsten Erscheinungen der ersten

heute kennen gelernt haben. Eine ausführlichere Darstellung des Vegetationspunktwachstums findet man bei SACHS (1882), sowie bei GOEBEL (1884).

Literatur zu Vorlesung 22.

BRAUN, A. 1831. Nova acta acad. Leop. **15**, I. 199.
BRAVAIS. 1837. Annal. sc. nat. II, **7**, 42.
— 1839. Annal. sc. nat. II, **12**, 5.
CORRENS. 1899. Festschrift f. Schwendener. Berlin.
GOEBEL. 1880. Arb. d. botan. Instituts Würzburg **2**, 353.
— 1884. Vgl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane (Schenks Handbuch der Botanik **3**). Breslau.
— 1898. Organographie **1**, 61. Jena.
HANSEN. 1881. Abh. d. Senkenbergschen Ges. **12**.
HOFMEISTER. 1868. Allgem. Morphologie d. Gewächse. Leipzig.
NOLL. 1896. Sitzungsber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, 3. Febr. 1896.
REINKE. 1899. Ueber Caulerpa (Wiss. Meeresunters. Kiel. N. F. **5**, 1.).
SACHS, J. 1878 u. 1879. Arb. d. bot. Inst. Würzburg **2**, 46 u. 185. Ges. Abhdl. 2 1067 u. ff.
— 1882. Vorles. über Pflanzenphysiologie. Leipzig. S. 939.
SCHWENDENER. 1878. Mechan. Theorie d. Blattstellungen. Leipzig.
SECKT. 1901. Botan. Cbl., Beihefte. **10**.
WESTERMAIER. 1881. Jahrb. wiss. Bot. **12**, 439.

Vorlesung 23.

Streckung und innere Ausgestaltung.

In der Tätigkeit des Vegetationspunktes haben wir eine spezifische Eigentümlichkeit der höheren Pflanzen kennen gelernt, durch die sie sich von den Tieren wesentlich unterscheiden. Bei den Tieren erfolgt die Anlage aller Organe am Embryo, und das ganze spätere, oft viele Jahre andauernde Wachstum beruht im wesentlichen nur auf einer Vergrößerung der embryonalen Anlagen; eine fortdauernde Neubildung von Organen aus einem Rest der embryonalen Substanz, eben dem Vegetationspunkt, findet sich nur bei den Pflanzen. Wir können also auch sagen, eine normale Pflanze ist nie ausgewachsen, sie besitzt nur ausgewachsene Teile neben wachstumsfähigen. Der Unterschied zwischen Tier und Pflanze, der sich somit zeigt, ist aber nicht so durchgreifend, wie man auf den ersten Blick glauben möchte.

Wie wir gesehen haben, kann das Wachstum auf den Vegetationspunkt selbst beschränkt sein, sodaß in ganz geringer Entfernung rückwärts von dessen lebhaft tätigem Scheitel die Achse schon ihre definitive Länge und Dicke erreicht hat, und die Anlagen der Seitenorgane sich schon in dem Abstand voneinander befinden, den sie auch späterhin beibehalten. In anderen Fällen aber ist das Wachstum am Vegetationspunkt selbst ein langsames, und die aus ihm hervorgehenden Organe erreichen erst in beträchtlicher Entfernung von seiner Spitze ihre oft sehr ansehnliche Zunahme an Länge und Dicke. Mit diesem Streckungswachstum wollen wir uns heute beschäftigen.

Wir beginnen mit einem Beispiel aus der Familie der Lebermoose (ASKENASY 1874). Bei Pellia epiphylla geht aus der befruchteten Ei-

zelle im Laufe mehrerer Monate ein Sporogonium hervor, von dem uns hier nur der mittlere zylindrische Teil interessiert, der die Anlage des Stieles ist. Dieser Stiel besteht aus zahlreichen embryonalen Zellen und ist im Laufe von Monaten nur 2 mm lang geworden; nun aber, bei Eintritt der Sporenreife, streckt er sich plötzlich im Laufe von 3—4 Tagen auf seine 40fache Länge und hebt so die Kapsel in die Höhe. Waren die Zellen des Stieles bisher dicht mit Protoplasma erfüllt und reichlich mit Stärke versehen, so ist nach der starken Streckung die Stärke völlig verbraucht (sie hat zur Neubildung von Zellmembran Verwendung gefunden), und das Protoplasma bildet nur einen dünnen Wandbeleg in den Zellen, die demnach jetzt im wesentlichen aus großen Vakuolen bestehen. Von besonderem Interesse ist, daß bei der sehr starken Verlängerung der Zellen keine Teilung eingetreten ist. — Das Streckungswachstum erfolgt aber nicht in der ganzen Länge des Stieles gleichzeitig und gleichmäßig, sondern unter Ausbildung einer Zone stärksten Wachstums, die nicht immer an derselben Stelle bleibt.

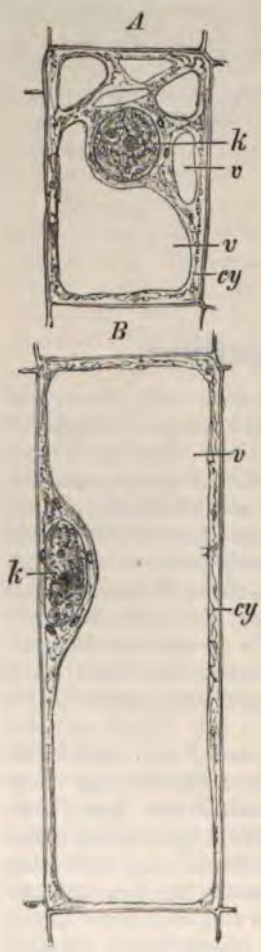


Fig. 82. Streckung der Zelle unter Zunahme der Vakuole. Vergr. 500. Aus „Bonner Lehrbuch".

Auch bei anderen niedrig organisierten Pflanzen ist ein solches Streckungswachstum bekannt geworden, so bei gewissen großen Pilzen, ferner bei vielen Algen; und sogar bei manchen einzelligen Siphoneen sind Andeutungen davon zu bemerken. Vor allen Dingen treffen wir es aber stets bei den höheren Pflanzen an, und deshalb wollen wir uns an diese halten. Die charakteristischen Züge dieser Streckung sind auch hier die folgenden: 1. Das Wachstum erfolgt höchstens anfangs noch bei gleichzeitiger Zellteilung, späterhin fehlen die Teilungen; die Zellen verlängern sich also beträchtlich. 2. Der Vergrößerung (vgl. Fig. 82) der Zellen geht eine Zunahme ihres Protoplasmas durchaus nicht parallel, dafür nimmt die Vakuole an Volumen ganz besonders stark zu, und das geschieht durch Wasseraufnahme; so kann das Wachstum schnell und „billig" ausgeführt werden. 3. Das Wachstum ist kein gleichförmiges, sondern es verläuft in einer ganz besonderen, noch zu besprechenden Weise.

Zur Messung des Wachstums dienen verschiedene Methoden, von denen wir zunächst solche betrachten, die den Gesamtzuwachs eines Organs, z.B. seine Verlängerung, zu ermitteln suchen. Für gröbere Messungen genügt der Maßstab, mit dem man die Länge des Pflanzenorgans oder seinen Abstand von einer fixen Marke feststellt. Bei genaueren Messungen, besonders wenn diese in kurzen Zeitintervallen einander folgen, bedient man sich des Mikroskops und des Okular-

mikrometers. Handelt es sich um vertikalwachsende Gebilde, wie Wurzeln und Sprosse, so muß der Tubus des Mikroskops horizontal gelegt werden; für solche Zwecke hat man im Pfefferschen Horizontalmikroskop ein äußerst brauchbares Instrument. Neben einer optischen kann man auch eine mechanische Vergrößerung der Zuwachse durch Hebelmechanismen vornehmen, um sich die Beobachtung zu erleichtern. Ein sehr einfaches derartiges „Auxanometer" haben wir in dem Sachsschen Zeiger am Bogen (Fig. 83). Eine leicht drehbare

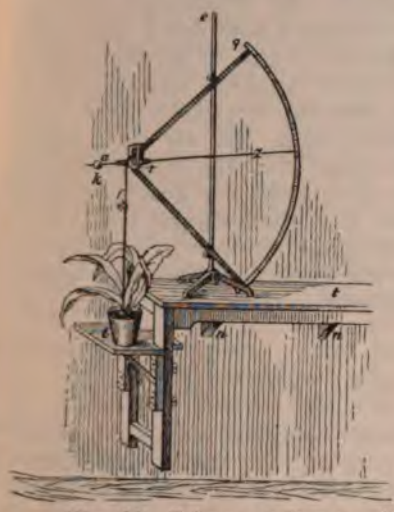


Fig. 83. Zeiger am Bogen. Aus Detmer, Kleines pflanzenphys. Praktikum, Jena 1903.

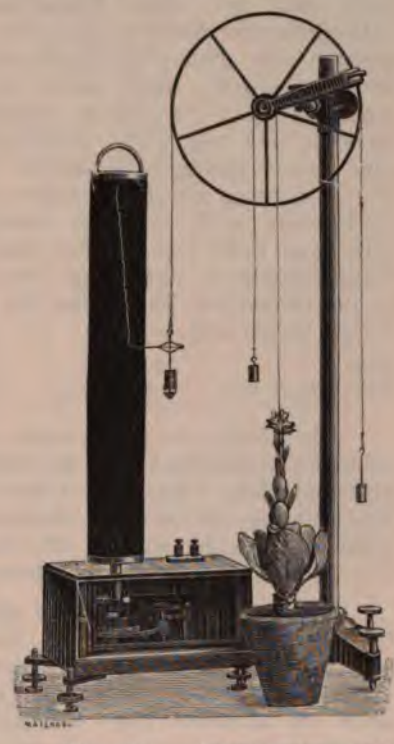


Fig. 84. Auxanometer nach Pfeffer. Konstruiert von Mechaniker E. Albrecht, Tübingen.

Achse trägt eine kleine Rolle *r* und einen langen Zeiger *z*, der an einer Skala spielt. Wird von der Spitze der Pflanze ein feiner Seidenfaden über die Rolle geführt und durch ein kleines Gewicht gespannt, so wird jede Verlängerung der Pflanze eine Drehung der Rolle bewirken, und diese wird durch die Bewegung der Zeigerspitze vergrößert. Dieses Instrument dient in erster Linie zur Demonstration in der Vorlesung. Die feineren Auxanometer, die zu wissenschaftlichen Untersuchungen Verwendung finden, beruhen auf ähnlichen Prinzipien, schreiben aber zugleich die Zuwachse der Pflanze selbsttätig auf. In Fig. 84 haben wir wieder eine Rolle, die dem gleichen Zwecke dient wie im „Zeiger am Bogen"; sie ist aber diesmal mit einer größeren Rolle verbunden, die ihre Bewegungen vergrößert wiedergibt. Der über die große Rolle laufende Faden trägt dann eine Schreibfeder, welche auf einem berußten rotierenden Zylinder das Wachstum der Pflanze registriert. Derartige selbstregistrierende Auxanometer sind von Wiesner (1876), Baranetzki (1879) und Pfeffer (1887) konstruiert worden.

Handelt es sich nicht um den Gesamtzuwachs einer Pflanze, sondern um die Verteilung des Wachstums an ihr und um die Wachstumsgröße verschiedener Zonen, so muß man entweder durch natürliche Marken begrenzte Abschnitte makroskopisch oder mikroskopisch messen, oder man bringt zuvor künstliche Marken an (meistens Tuschestriche) und beobachtet deren Abstand.

Wir wollen nun die charakteristischen Züge des Wachstums bei der Wurzel und beim Sproß kennen lernen und bemerken zuvor nur noch, daß bei allen Wachstumsmessungen für möglichste Gleichmäßigkeit aller äußeren Faktoren, ganz besonders aber der Temperatur gesorgt sein muß. Wir beginnen mit der Wurzel. Um sie bequem zu beobachten, kann man sie in Wasser wachsen lassen. Will man sie aber in ihrem natürlichen Medium verfolgen, so verwendet man mit Erde gefüllte Zinkblechkasten, die an einer Seite eine etwas geneigte Glasplatte tragen; man läßt die Wurzel dieser Platte entlang abwärts wachsen und beobachtet sie von außen. Sachs (1873) hat z. B. an einer Hauptwurzel der Keimpflanze von Vicia faba eine Zone dicht hinter dem Vegetationspunkt durch zwei feine Tuschestriche in der Länge von 1 mm markiert und fand, daß diese in den folgenden Tagen um die nachstehend verzeichneten Werte an Länge zugenommen hatte:

Tage:	1	2	3	4	5	6	7	8
Zuwachse in mm:	1,8	3,7	17,5	16,5	17,0	14,5	7,0	0

Die Größe des Zuwachses nimmt also anfangs langsam, dann schnell zu, hält sich eine gewisse Zeit lang auf der maximalen Höhe, um späterhin wieder zu fallen und endlich Null zu werden. Diese Erscheinung, die überall, wo man Wachstumsmessungen gemacht hat, wieder gefunden wurde, ist von Sachs (1872) als die „große Periode des Wachstums“ bezeichnet worden.

Wir markieren nun auf einer Wurzel nicht nur eine solche Querzone, sondern mehrere, indem wir, am Vegetationspunkt (der sich oft äußerlich von der Haube abhebt) beginnend, in je 1 mm Entfernung rückwärts dünne Tuschestriche machen. Bestimmt man dann am nächsten Tage den Zuwachs, so findet man, daß er bei den einzelnen Zonen verschieden ist, daß aber die Aenderungen zweifellos gesetzmäßige sind. Einige Beispiele mögen das erläutern. Es sind im Folgenden die einzelnen Zonen von der Wurzelspitze ab mit I, II, III etc. bezeichnet, und es wird der Zuwachs nach 22—24 Stunden in mm angegeben (Mittelwerte aus mehreren Messungen).

	XII	XI	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I	Gesamtzuwachs
Vicia faba (Sachs 1873)	0	0	0,2	0,6	0,7	0,8	2,0	3,5	6,5	8,0	2,5	1,0	25,8
Vicia faba (Popovici 1900)	0,25	0,35	0,5	1,0	1,25	1,5	2,5	4,0	6,0	12,0	7,0	1,0	37,35
Phaseolus (Popovici 1900)	0	0,25	0,25	0,35	0,6	1,0	1,5	3,0	5,0	7,0	16,0	1,0	35,95
Erbse (Sachs 1873)	0	0	0	0	0	0,3	0,5	1,5	3,0	5,5	4,5	0,5	15,8

Es zeigt sich also in diesen verschiedenen Beispielen, daß nur einige wenige der Querzonen von 1 mm Länge in der Wurzel überhaupt in Wachstum begriffen sind, und von diesen ist die erste (I) am An-

fang, die letzte (XII) am Ende der großen Periode. Um einen besseren Begriff von der periodischen Aenderung des Wachstums in den einzelnen Zonen zu bekommen, wollen wir die erste obenstehende Angabe über Vicia faba graphisch darzustellen versuchen. Wir tragen als Abscisse die Zeit in Stunden, als Ordinaten die Länge der markierten Zonen beim Beginn der Untersuchung und 22 Stunden später ein und versuchen nun unter der Annahme, das Gesamtwachstum verlaufe gleichförmig und die Länge der wachsenden Zone sei stets 10 mm, auf gut Glück unsere Kurven zu ziehen (Fig. 85), die von einer gewissen Willkürlichkeit nicht frei sind. Eine solche Darstellung zeigt nun jedenfalls in sehr anschaulicher Weise, wie die oberen Zonen schon nach ganz kurzer Zeit ausgewachsen sind, während die unteren überhaupt erst nach mehreren Stunden mit der Streckung beginnen. Man begreift so, daß eine bestimmte Zone, in der Figur die dritte, schließlich die größte Länge erreicht hat; man sieht aber auch leicht ein, daß die Lage der Zone mit maximalem Zuwachs sich mit der Zeit verschiebt und immer mehr an die Spitze rücken muß. Um das noch näher zu erläutern, wollen wir die Fig. 85 auch zu Messungen benutzen und aus ihr die folgende Tabelle ableiten:

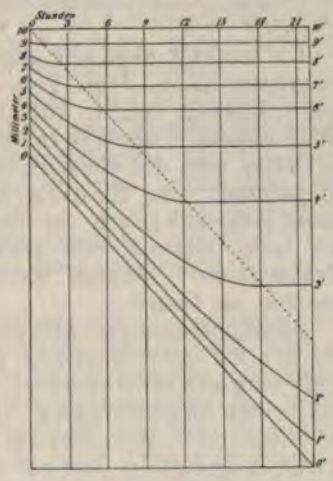


Fig. 85. Erklärung im Text.

Die Zonen von je 1 mm haben die nachstehenden Längenwerte erreicht (mm):

Stunden:	0	3	6	9	12	15	18	21
X	1,0	1,2	ausgewachsen					
IX	1,0	1,5	ausgewachsen					
VIII	1,0	1,8	ausgewachsen					
VII	1,0	1,8	2,0	ausgewachsen				
VI	1,0	1,6	2,8	ausgewachsen				
V	1,0	1,2	2,8	4,2	4,6	ausgewachsen		
IV	1,0	1,1	1,4	3,2	5,0	6,4	ausgewachsen	
III	1,0	1,0	1,2	1,4	2,2	4,4	6,8	8,6
II	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1,2	1,8	3,0
I	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1,6

Es liegt also das Zuwachsmaximum nach 3 Stunden in der VIII. und VII. Zone, nach 6 Stunden in der VI. und V.; es rückt dann immer mehr vor, bis es in der 18. und 21. Stunde in Zone III. gefunden wird. Läßt man also zwischen zwei Messungen noch mehr Zeit verstreichen, so findet man schließlich die maximale Verlängerung in der Zone I. Daß nun unsere graphische Darstellung gerade in diesem wichtigen Punkt der Lagenänderung der Zone maximalen Wachstums zutrifft, das geht mit Evidenz aus Messungen von Sachs (1873) hervor, von denen wir hier folgende erwähnen wollen:

Faba	Zuwachse in mm									
	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I
in den ersten 6 Stunden	0,1	0,1	0,5	**1,0**	**1,0**	0,5	0,4	0,3	0,0	0
in weiteren 17 „	0,1	0,2	0,3	0,5	1,5	2,5	**4,1**	3,7	2,0	1
Faba										
nach 24 Stunden	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	**5,6**	4,5	1
nach 2×24 „	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	6,6	**15,0**	5
nach 3×24 „	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	6,6	17,0	23

Es leuchtet aber ein, daß dieses Vorrücken der Zone maximale Zuwachses nach dem Vegetationspunkte ein scheinbares ist; unsere Kurven zeigen auf das Deutlichste, daß die „Maximalzone“ immer ungefähr die gleiche Entfernung von der Spitze hat und wenn man die Beobachtungen in kurzen Intervallen ausführte und jedesmal eine Neumarkierung vornehmen würde, dann müßte dieses Ergebnis auch in den Messungen deutlich hervortreten. Man sieht hieraus, wie verkehrt es ist, bei der Bestimmung der „Maximalzone“ längere Zeit zwischen zwei Beobachtungen verstreichen zu lassen.

Zusammenfassend können wir also sagen: die wachsende Region in der Wurzel ist auf einige Millimeter hinter dem Vegetationspunkt beschränkt. In dieser Wachstumszone macht jede einzelne Querscheibe eine große Periode des Wachstums durch; die dem Vegetationspunkt nächsten Zonen sind am Anfang, die entferntesten am Ende ihrer großen Periode.

Die Kürze der wachsenden Zone ist nun für die Wurzel von großer Bedeutung. Die Wurzel hat ja beim Eindringen in die Erde einen großen Widerstand zu überwinden, und man kann sie (Sachs 1873, 424) mit einem Nagel vergleichen, der in ein Brett getrieben werden soll. So wie bei dem Nagel aber mit zunehmender Länge die Gefahr eines Verbiegens eintritt, so ist es auch mit der Wurzel; je kürzer das wachsende Stück, desto sicherer dringt sie ein. Wenn wir an das Eindringen der Wurzel in die Erde denken, dann erscheint uns auch die zugespitzte Form des von der Wurzelhaube bedeckten Vegetationspunktes zweckmäßig, und wir begreifen nachträglich, warum die Seitenwurzeln erst in einiger Entfernung hinter der Spitze, also in längst ausgewachsenen und in der Erde ruhenden Wurzelpartien zur Entfaltung kommen. Sie würden, wenn sie am Vegetationspunkt selbst entständen, dem Eindringen der Wurzel in den Boden Schwierigkeiten bereiten, oder sie müßten etwa eine Art von „Knospe“ bilden — denn tatsächlich sehen wir ja auch Stammknospen, insbesondere bei Keimlingen, die Erde durchbohren.

Wurzeln, die nicht in der Erde leben, vor allem die langen Luftwurzeln vieler Lianen und Epiphyten zeigen, wie schon Sachs (1873) fand und Went (1895) neuerdings bestätigte, eine sehr viel größere Wachstumszone. So fand Went z. B. bei einem Philodendron eine Wachstumszone von 40 mm. In dieser Beziehung schließen sich solche Luftwurzeln an die Sprosse an, mit denen wir uns alsbald beschäftigen wollen.

Wir fragen zuvor nur noch, wie sich das Gesamtwachstum der Wurzel gestaltet, das aus der Summe der Zuwachse der einzelnen Zonen resultiert, und das auch äußerlich in dem Vorrücken der Wurzelspitze im Raum bemerklich wird. Wir nahmen oben an, [es] verlaufe gleichförmig, und deshalb haben wir die unterste Lin[ie]

unserer Kurven (Fig. 85) als Gerade ausgezogen. In der Tat hat ASKENASY (1890) gezeigt, daß Maiswurzeln mit relativ sehr gleichförmiger Geschwindigkeit wachsen; er erhielt bei ungefähr $^1/_2$ stündigen Beobachtungen die folgenden, je auf eine Stunde berechneten Zuwachse:

	Zuwachse in Mikrometerskalenteilen ($1 = {}^1/_{21}$ mm)								
Stunden	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Wurzel 1	34,0	27,0	30,0	29,5	36,0	35,0	38,0	31,0	33,5
Wurzel 2	32,5	34,5	37,9	34,5	33,0	33,6	33,0	—	—

Als relativ gleichförmig müssen diese Zuwachse deshalb bezeichnet werden, weil bei anderen Objekten zumeist sehr viel größere Schwankungen beobachtet werden, Schwankungen, für die irgend welche Ursachen nicht bekannt sind, und die man „stoßweise Aenderungen des Wachstums" zu nennen pflegt. — Wird die Beobachtung einer Wurzel nicht nur mehrere Stunden, sondern Tage oder Wochen lang fortgesetzt, so zeigt sich auch im Gesamtzuwachs eine „große Periode" (PEDERSEN 1874).

Der Vegetationspunkt des Sprosses ist, wie wir gesehen haben, umhüllt von Blättern, die ihm im Wachstum vorausgeeilt sind und so die „Knospe" bilden. Bei vielen einjährigen Pflanzen und Stauden und bei manchen Bäumen findet am Vegetationspunkt den ganzen Sommer hindurch die Anlage neuer Blätter und der zugehörigen Stengelteile statt; sie gehen sofort nach ihrer Anlage in Streckung über. Anders bei den meisten Bäumen. Da werden innerhalb der Niederblätter, die als Knospenschuppen funktionieren, im Laufe des Sommers und des Herbstes in langsamem embryonalem Wachstum sämtliche Sproßteile angelegt, die erst im nächsten Jahre „entfaltet" werden; das embryonale und das Streckungswachstum sind hier scharf getrennt. So sieht man z. B. im Herbst bei vielen Coniferen nach Entfernung der Knospenschuppen einen mehrere Millimeter langen grünen Kegel, der mit kleinen, schraubig angeordneten Auszweigungen bedeckt ist: es ist die Anlage eines ganzen Sprosses, der sich im nächsten Jahr im Laufe weniger Wochen streckt. Bei anderen Bäumen kehren dieselben Verhältnisse wieder, doch sind die Knospen meist nicht so leicht zu untersuchen, wie etwa bei der Fichte. Die Streckung aber wird manchmal sogar in einigen Tagen vollzogen (Buche).

Die Fälle, in denen das Wachstum im wesentlichen nur in der Streckung der im vorigen Jahre angelegten Teile besteht, sind die einfacheren, und mit ihnen beginnen wir; aber auch da sind noch zwei Typen zu unterscheiden (ROTHERT 1894). Es kann sich nämlich der ganze Sproß als einheitliche Masse verhalten und in allen Teilen annähernd gleichmäßig wachsen, oder er kann sich in wenig wachsende Knoten und stark wachsende Internodien gliedern. Als Beispiel für die ungegliederten Sprosse können die Coniferen dienen. Die Knospenachse der Fichte verlängert sich im Frühjahr zunächst in ihrer ganzen Länge gleichmäßig und wird so etwa fünfmal so lang, als sie im Winter war; auf die Weise erreicht sie etwa $^1/_{10}$ ihrer definitiven Länge. Bei der ferneren Streckung bildet sich aber eine Zone maximalen Wachstums aus; diese liegt zuerst an der Basis des Sprosses und rückt allmählich nach der Spitze vor. Genauere Messungen dürften zeigen, daß jede einzelne Zone eines Fichtenzweiges bei der Streckung eine große Periode durchmacht.

Vergleichen wir mit der Fichte die Knospe von Fritillaria. Sie ist gegliedert, aber von den vielen angelegten Internodien wird

nur eines stark gestreckt, und in seinem Gesamtwachstum tritt die große Periode auf das schönste hervor. Die folgende Tabelle gibt die pro Tag erzielten Verlängerungen dieses Internodiums an (Sachs 1872, 129).

Tage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
mm	2,0	5,2	6,1	6,8	9,3	13,4	12,2	8,5	10,6	10,3
Tage	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
mm	6,3	4,7	5,8	4,4	3,8	2,0	1,2	0,7	0,0	

Wenn dann endlich alle in der Knospe angelegten Internodien sich strecken (wie z. B. bei der Roßkastanie), so haben wir ebensoviele Wachstumszonen, als Internodien vorhanden sind, und diese sind durch die nicht oder wenig wachsenden Knoten voneinander getrennt. Jedes einzelne Internodium macht dann selbständig seine große Periode durch, aber über die Verteilung des Wachstums an ihm ist wenig bekannt.

Komplizierter wird die Sache, wenn der Zweig nicht nur Streckungswachstum bereits angelegter Teile hat, wenn zu den schon vorhandenen fortwährend vom Vegetationspunkt her neue Stücke zukommen und in Streckung übergehen. Ist der Sproß ungegliedert, wie z. B. der von Asparagus, Linum, so dürfte sich das Wachstum wesentlich in der gleichen Weise vollziehen wie an der Wurzel: es ist eine einzige Wachstumszone vorhanden und in dieser ein einziges Maximum. Ein Unterschied gegenüber der Wurzel liegt dann nur darin, daß die Wachstumszone viel länger ist. Wir kennen Sprosse mit wachsenden Zonen von 10 cm, ja selbst von 40—50 cm Länge; und in diesen langen Wachstumszonen liegt dann auch das Maximum in viel größerer Entfernung vom Vegetationspunkt als bei der Wurzel.

Als Beispiel für einen Sproß mit deutlicher Gliederung und mit fortwachsender Spitze können wir Chara oder Nitella betrachten. Diese hochorganisierten Algen wachsen mit terminaler Scheitelzelle. Jedes aus der Scheitelzelle hervorgehende Segment zerfällt in zwei Zellen: die obere ist bikonkav und wird unter mehrfacher Teilung zum Knoten, die untere bikonvexe bleibt einzellig und wird zum Internodium. Der Knoten behält ungefähr die Länge bei, die er bei seiner Anlage hatte, bei Nitella etwa 0,02 mm (Askenasy 1878), das Internodium dagegen streckt sich manchmal auf das 2000fache seiner ursprünglichen Länge. Betrachtet man die Längenverhältnisse successiver Internodien an einem lebhaft wachsenden Sproß, so findet man folgende Werte (Askenasy 1878).

Internodien	1	2	3	4	5	6	7	8
Länge in mm	0,02	0,07	0,16	0,45	3,33	14,0	33,5	35,0

Macht man die nicht unwahrscheinliche Annahme, daß ein Internodium nach gleichen Zeitintervallen ähnliche Längen annimmt, wie sie die aufeinanderfolgenden Internodien hier zeigen, so würde das einzelne Internodium folgende große Periode aufweisen (Zuwachse in mm in gleichen Zeitabschnitten).

0,05 0,09 0,29 2,88 10,77 19,5 1,5

Tatsächlich hat man denn auch anderwärts an gegliederten Sprossen beobachten können, daß jedes einzelne Internodium seine selbständige große Periode durchmacht. In jedem findet man auch an einer bestimmten Stelle eine Maximalzone, und vermutlich rückt diese in ähnlicher Weise, wie wir das beim ganzen Fichtensproß notiert haben, von der Basis nach der Spitze fort oder umgekehrt von der Spitze

nach der Basis. Es kommt aber nicht selten vor, daß die Stelle des Stengels, an der die Maximalzone sich zuletzt findet, nicht nur eine einfache Streckung vorhandener Zellen erfährt, sondern daß da für längere Zeit fortgesetzt Zellbildung und Zellstreckung eintritt. Es ist also in jedem einzelnen Internodium ein Stück von dem primären Vegetationspunkt übrig geblieben, und dieses funktioniert als interkalarer Vegetationspunkt weiter. Freilich läßt sich zwischen lokalisierter Streckung und interkalarem Vegetationspunkt keine sichere Grenze finden.

Es frägt sich nun, wie fällt der Gesamtzuwachs im Stengel aus, wenn er aus der Tätigkeit mehrerer selbständiger Wachstumszonen resultiert? Es ist bekannt, daß manchmal 3—4, in anderen Fällen aber auch bis zu 50 Internodien gleichzeitig in Streckung begriffen sind. Das Ergebnis ihrer Gesamttätigkeit kann eine einheitliche, gleichmäßige Wachstumskurve sein, die sich von der oben am einzelnen Fritillariainternodium ermittelten nicht unterscheidet. Die Kurve kann aber auch ganz anders ausfallen (Rothert 1894). Wenn nämlich nur wenige Internodien in Streckung begriffen sind, dann kann es vorkommen, daß ein jüngeres Internodium mit seiner Streckung erst einsetzt, nachdem das ältere dieselbe ganz oder fast ganz beendet hat, und dann bekommen wir ein periodisches Anschwellen und Abschwellen der Wachstumskurve, also „stoßweise Aenderungen", wie sie vorhin schon berührt wurden. Solche sind überhaupt fast überall gefunden worden, sie verdanken aber zweifellos nicht nur der eben erwähnten Ursache ihre Entstehung. Sehr auffallend treten diese stoßweisen Aenderungen beim Wachstum von Bambusa (Kraus 1895) auf, wie die nachstehende Kurve (Fig. 86) zeigt:

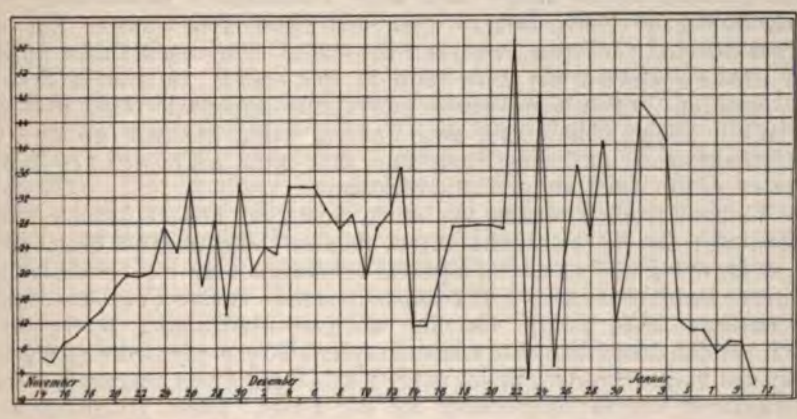


Fig. 86. Täglicher Zuwachs (cm) eines Bambushalmes in Buitenzorg. vom 13. Nov. 1893 bis 10. Januar 1894. Nach Kraus, 1895, Taf. 20.

Am Blatt endlich kann man schon während seines embryonalen Wachstums gewöhnlich zwei Partien unterscheiden, den Blattgrund und das Oberblatt. Aus dem Oberblatt geht die Spreite hervor, der Blattgrund wird entweder zu einer Blattscheide, oder er bildet nur die Ansatzfläche des Blattes an den Stamm, und diese kann im erwachsenen Zustand in Gestalt scharf differenzierter Gebilde („Blattpolster") auftreten. Soweit der Blattgrund dem Stengel ansitzt, muß er auch dessen

Streckungswachstum folgen, und so sehen wir den erwachsenen Stengel der Coniferen, besonders deutlich z. B. den der Fichte, mit den Blattpolstern dicht besetzt. In allen Fällen, wo die Blätter in der gleichen Weise dicht gedrängt angelegt werden, muß wohl der Blattgrund in ähnlicher Art dem Streckungswachstum des Sprosses folgen, wie bei den Coniferen. Freilich sieht man äußerlich sehr häufig nichts von ihm, insbesondere können ausgeprägte Polster ganz fehlen. Trotzdem wird eine eingehende Untersuchung dieselben wohl überall nachweisen, wo nicht von vornherein am Vegetationspunkt eine freie Stammoberfläche zwischen den Blattanlagen erhalten bleibt.

Zwischen Blattgrund und Spreite pflegt vielfach am erwachsenen Blatt noch ein sehr ausgeprägter Teil, der Blattstiel, aufzutreten, der ganz allgemein durch interkalares Wachstum einer Gewebszone von minimaler Ausdehnung zwischen Oberblatt und Blattgrund entsteht, und zwar erst wenn das Oberblatt in seiner Entwicklung weit vorgeschritten ist. Vom Wachstum des Oberblattes haben wir schon früher gehört, daß es anfangs immer auf Spitzenwachstum beruht. Nur in einigen wenigen Fällen dauert aber das Spitzenwachstum längere Zeit fort, gewöhnlich ist es längst erloschen, noch ehe die Anlage aller Teile erfolgt ist, oder wenigstens ehe ihre Streckung beginnt. Unter den Filicineen sind bei Gleichenia und Lygodium Blätter mit eventuell mehrjährig tätigem apikalem Vegetationspunkt bekannt, und bei unseren gewöhnlichen Farnen mag es wohl vorkommen, daß am Vegetationspunkt noch neue Fiedern gebildert werden, während die basalen sich schon entfalten. Daß unter den Phanerogamen ähnliches vorkommt, könnte man nach den Mitteilungen Raciborskis (1900) vermuten, der bei gewissen Meliaceen (Guarea, Chisocheton) Blätter angibt, deren Spitze lange Zeit neue Blattfiedern produzieren soll. Nach Sonntag (1887) besitzt aber das Blatt von Guarea nur ein kurzes Scheitelwachstum, während dessen es eine beschränkte Anzahl von Fiedern anlegt, die sich teils in der ersten, teils auch erst in der zweiten Vegetationsperiode entfalten. Demnach fehlt also die vermutete Aehnlichkeit mit den Farnen, oder genauer gesagt, sie beschränkt sich auf eine langsame und rein akropetale Entfaltung, die auch anderwärts vorkommt.

Vielfach freilich treffen wir auch eine ganz andere Art der Blattentfaltung: die Spitze geht zuerst in den Dauerzustand über. Dies ist z. B. der Fall bei vielen Lianen, bei denen eine oft besonders gestaltete und besonderen Funktionen dienende Spitze (Vorläuferspitze Raciborski 1900) lange vor der übrigen Blattlamina fertig wird. Auch bei den langgestreckten Monokotylenblättern pflegt die Streckung basipetal vorzuschreiten, meist unter Ausbildung eines ausgesprochenen interkalaren Vegetationspunktes an der Basis. Diese Wachstumsverteilung ergibt sich z. B. aus den folgenden Zahlenwerten; sie sind die 14tägigen Zuwachse der je 2,5 mm langen Zonen, die auf dem Blatt der Zwiebel abgetragen wurden (Stebler 1878):

	Blattscheide		Blattbasis					Blattspitze	
Zone	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Zuwachs	7,9	26,4	25,1	48,1	30,1	19,0	16,7	10,4	1,4

Interkalare Wachstumszonen finden sich überhaupt bei Blättern sehr häufig; wir können aber den Einfluß, den sie auf die Blattgestaltung nehmen, hier nicht schildern und verweisen auf die morphologische Literatur, insbesondere auf Goebel (1898—1901).

Es wurde früher erwähnt, daß die Blätter während ihres embryonalen Wachstums besondere Gestaltungen annehmen, die teils mechanisch, teils auch biologisch verständlich sind. Wenn im einfachsten Fall das Blatt durch verstärktes Wachstum auf der Unterseite sich schützend über den Vegetationspunkt herübergekrümmt hatte, so muß diese Krümmung bei der Streckung durch vermehrtes Wachstum der Oberseite wieder ausgeglichen werden. Solches ungleichseitiges Streckungswachstum findet sich aber nicht nur, wenn es gilt von früher her bestehende Krümmungen, Faltungen etc. auszugleichen, sondern es tritt gar nicht so selten auch bei ungekrümmten Anlagen auf, verwandelt also gerade Anlagen in gekrümmte Dauerformen. Daß nun die Wurzelspitze oder das Sproßende nicht geradlinig, sondern auf gekrümmter Bahn durch den Raum geschoben wird, das sieht der Physiologe öfters als ihm lieb ist; denn solche, aus kleinen Unregelmäßigkeiten im Wachstum verschiedener Flanken resultierende Krümmungen, die man als Nutationen bezeichnet hat, wirken häufig bei Versuchen recht störend. Wir kommen bei anderer Gelegenheit auf sie zurück.

Fragen wir nun, wie groß eigentlich die Zuwachse sind, die man bei Pflanzen beobachtet hat, so lautet die Antwort: außerordentlich verschieden. Es hat deshalb nur Sinn einige Beispiele besonders großen Zuwachses anzuführen. Wir stellen im folgenden für einige Pflanzen die maximalen Zuwachse in einer Minute zusammen:

Dictyophora (Pilz)	(Möller 1895)	5	mm
Staubgefäße von Gramineen	(Askenasy 1879)	1,8	„
Bambusa	(Kraus 1895)	0,4	„
Coprinus (Pilz)	(Brefeld 1877)	0,225	„
Botrytis (Pilz)	(Reinhardt 1892)	0,034	„

Das sind Zuwachse, von denen es wenigstens die größeren ermöglichen, ohne Anwendung des Mikroskops ein Fortrücken des Pflanzenteils im Raum zu beobachten. Wissenschaftlichen Wert können aber diese Angaben nicht beanspruchen, denn die eigentliche Wachstumsgeschwindigkeit, d. h. der Zuwachs der Längeneinheit in der Zeiteinheit, wird durch sie nicht zum Ausdruck gebracht. Bei Bambusa ist die wachsende Zone sehr groß (mehrere Zentimeter), bei Botrytis ist sie nur 0,02 mm lang; wenn also erstere einen 10mal so großen Zuwachs in der Minute erfährt als die letztere, so ist doch ihre Wachstumsgeschwindigkeit eine viel geringere. Zur Charakterisierung der Wachstumsgeschwindigkeit sind demnach prozentische Angaben nötig. Die folgende Tabelle gibt den Zuwachs in Proz. der Wachstumszone pro Minute nach Büchner (1901):

Pollenschläuche von Impatiens Hawkeri	220	Proz.
„ „ „ Balsamina	100	„
Mucor stolonifer, Hyphen	118	„
Botrytis „	83	„
Gramineenstaubgefäße	60	„
Bambusasproß	1,27	„
Bryoniasproß	0,58	„

Man kann auch die Zeit angeben, welche nötig ist bis zur Erreichung eines bestimmten Zuwachses, z. B. von 100 Proz. (= Verdoppelung der Länge).

1. Botrytis	1	Minute
3. Bakterien	20—30	Minuten
2. Gramineenstamina	2—3	„
4. Fabawurzel	ca. 180	„

Aus der Wachstumsgeschwindigkeit und der Größe der wachsenden Zone kann man die definitive Verlängerung eines Pflanzenteiles erst dann bestimmen, wenn man auch die Wachstumsdauer kennt. Durch die Variation dieser Faktoren ist die Größe der Pflanzen bestimmt, die, wie jedermann weiß, zwar in mannigfacher Weise von äußeren Faktoren abhängt, aber doch eine spezifisch verschiedene ist. Draba verna erlangt im Laufe einer Vegetationsperiode Dimensionen von einigen Zentimetern, Ricinus oder Helianthus annuus ist nach Metern zu bemessen; Calluna vulgaris bleibt im Laufe von Jahrzehnten ein kleiner Strauch, während Eucalyptusbäume die Höhe des Straßburger Münsters erreichen (vgl. S. 77). Eine bestimmte Größe gehört so gut zu den spezifischen Eigenschaften eines Organismus wie seine Blattgestalt etc.; auch ist die ganze Organisation einer Pflanze derart, daß sie nur mit einer gewissen Größe verträglich ist. Das hat Sachs (1893) in überaus anziehender Weise auseinandergesetzt, indem er zeigte, was für ein unmögliches Mißgebilde etwa eine Marchantia sein würde, die in allen ihren Teilen 50 mal vergrößert oder verkleinert wäre.

Wir haben uns bis jetzt darauf beschränkt, die Streckung der am Vegetationspunkte angelegten Teile in der Längsrichtung zu betrachten. Jede mikroskopische Untersuchung zeigt aber, daß auch ein Dickenwachstum stattfindet. Der Durchmesser der fertigen Wurzel, des fertigen Stengels z. B. ist größer, oft beträchtlich größer, als unmittelbar am Vegetationspunkt. Das geht z. B. schon aus unserer Fig. 76 hervor, die nach unten zu eine Zunahme des Durchmessers der periklinen Zellreihen zeigt. Das Dickenwachstum ist viel weniger eingehend untersucht worden, als das Längenwachstum, doch sind alle wesentlichen Züge, die wir beim Längenwachstum kennen gelernt haben, auch bei ihm wiedergefunden worden. Vor allen Dingen hat man auch eine ausgesprochene „große Periode" konstatiert. Im übrigen unterscheidet man auf Grund der anatomischen Verhältnisse ein primäres und ein sekundäres Dickenwachstum. Das primäre ist von allgemeinster Verbreitung und beruht auf der Vergrößerung aller Zellen, wobei anfangs noch Zellteilung eintritt, die späterhin unterbleibt. Nicht selten beginnt das primäre Dickenwachstum erst nach Vollendung des Längenwachstums in stärkerem Maße, und Frank (1892) stellte z. B. fest, daß ein in der Längenrichtung fertiges Internodium der Sonnenblume seinen Durchmesser noch ungefähr auf die fünffache Größe bringt. Viele Pflanzenorgane, die gerade in der Querrichtung beträchtliche Dimensionen aufweisen, so viele Früchte, Knollen etc. dürften durch ein solches primäres Dickenwachstum ihre Form erhalten. In gewissen Pflanzengruppen, vor allen Dingen bei den Dikotylen und Gymnospermen, findet sich aber noch ein anderer Modus des Dickenzuwachses, der als sekundäres Dickenwachstum bezeichnet wird, und durch den die Jahre und selbst Jahrhunderte fortdauernde Verdickung von Stamm und Wurzel bewirkt wird. Der Unterschied zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum liegt jedoch nicht etwa in der Dauer, denn bei den Palmen (und wohl auch bei den Baumfarnen) kennen wir ein viele Jahre andauerndes primäres Streckungswachstum; vielmehr ist das sekundäre Dickenwachstum dadurch ausgezeichnet, daß es von einem besonderen Vegetationspunkt, einer als Cambium bezeichneten Interkalarzone, ausgeht. Das Cambium geht, soweit es im Gefäßbündel gelegen ist, von einer Gewebemasse aus, die bei der Aus-

bildung des Bündels zwischen Gefäßteil und Siebteil übrig bleibt, die nicht in Dauergewebe übergeht, sondern embryonalen Charakter beibehält. Dieser Teil des Cambiums ist also ein Rest des Vegetationspunktes. Tritt er allein auf, so wachsen nur die Gefäßbündel in die Dicke. Meist aber kommt ein sog. Interfascikularcambium hinzu, d. h. gewisse Zellen der Markstrahlen, die durchaus den Charakter von Dauergewebe hatten, kehren zum embryonalen Zustand zurück und bilden Cambialbogen aus, die sich an die schon bestehenden Cambien ansetzen. Auf die Art entsteht im Querschnitt eines zylindrischen Organs ein kreisförmiger, geschlossener interkalarer Vegetationspunkt, der lebhaft und andauernd neue Gewebe produziert. Da fascikulares und interfascikulares Cambium die gleichen Fähigkeiten aufweisen, so kann die direkte oder indirekte Entstehung aus dem Vegetationspunkt keine Bedeutung besitzen. Die gewöhnlichen Parenchymzellen sind eben Zwischenglieder zwischen embryonalen und Dauerzellen, wir können wohl sagen, sie behalten am längsten, häufig ihr Leben lang, eine gewisse Befähigung zu Neubildungen, nur kommen sie nicht immer dazu, von dieser Befähigung Gebrauch zu machen. — Während man beim Dickenwachstum zwischen sekundär und primär scharf zu unterscheiden pflegt, tut man das beim Längenwachstum nicht; eine genauere Ueberlegung zeigt aber, daß die interkalaren Vegetationspunkte z. B. an der Basis der Monokotylenblätter oder an der Basis mancher Internodien mit dem gleichen Rechte als sekundäre Gebilde bezeichnet werden könnten, wie das Cambium. Man könnte also auch von sekundärem Längenwachstum reden.

Ehe wir das Streckungswachstum verlassen, haben wir noch auf eigentümliche Erscheinungen, auf Beziehungen zwischen Längenwachstum und Dickenwachstum aufmerksam zu machen. Bei raschem Längenwachstum kann eine Abnahme des Durchmessers, beim Dickenwachstum eine Abnahme der Länge eintreten. Eine freilich nur unbedeutende Verringerung des Durchmessers gibt z. B. Askenasy (1879) für die Gramineenfilamente an, die sich im Laufe einer Viertelstunde durch Wasseraufnahme auf ihre 4fache Länge strecken. Der umgekehrte Prozeß findet sich jedenfalls sehr viel häufiger; er wurde von Berthold (1882) bei Antithamnion gefunden, und er ist bei den Wurzeln sehr verbreitet; bei diesen (de Vries 1880, Rimbach 1897) folgt unmittelbar auf die starke Längsstreckung, unter Dickenzunahme wieder eine Abnahme der Länge um 10—70 Proz. Diese Abnahme kommt durch Formänderung gewisser, nicht aller Zellen zustande. Durch die, übrigens noch nicht genügend aufgeklärte Tätigkeit der aktiven Zellen werden andere Gewebe, so die Rinde und die Gefäße, die sich nicht verkürzen können, in Falten gelegt. — Die Bedeutung dieser Wurzelkontraktion ist eine sehr große. Sie bewirkt es z. B., daß die Blätter vieler „Rosettenpflanzen" trotz des andauernden Längenwachstums des Stammes doch immer dem Boden angedrückt sind, sie bedingt und reguliert das Eindringen vieler Knollen und Zwiebeln in eine bestimmte Tiefe der Erde, sie erhöht schließlich auch die Befestigung der Pflanze im Boden, da durch straffe Wurzeln eine größere Stabilität erzielt wird als durch schlaffe.

Mit Sachs haben wir drei Wachstumsperioden unterschieden, deren erste die Organe nach einem gewissen Grundriß schafft, während die zweite ihre absolute und relative Größe herstellt;

in der dritten Periode endlich, zu deren Betrachtung wir jetzt übergehen, wird die innere Struktur der Pflanze ausgebildet. Diese drei Perioden sind, wie schon bemerkt, zeitlich nicht scharf voneinander geschieden, insbesondere setzt die dritte manchmal schon vor Vollendung der ersten ein.

Wenn der Vegetationspunkt vielzellig ist, so sind seine Zellen gewöhnlich durch dichten Protoplasmagehalt, große Kerne und Mangel an Vakuolen ausgezeichnet. Auch an Vegetationspunkten, die nur einen Teil einer Zelle ausmachen (Siphoneen, Mucoraceen) findet man meist besonders auffallende Protoplasmamassen. Man hielt deshalb vielfach diesen Protoplasmareichtum für eine wesentliche Eigenschaft der embryonalen Zellen, an die ihre spezifische Befähigung geknüpft sein sollte. Eine Reihe von Tatsachen zeigt aber, daß diese Auffassung unrichtig ist. So fand z. B. Noll (1902), daß die Tätigkeit des Vegetationspunktes der Siphoneen ganz unabhängig von der Gegenwart einer großen Plasmaansammlung ist, und bei zahllosen niederen Pflanzen ist ja jede Zelle eine „embryonale", und doch pflegt hier der Plasmagehalt ein mäßiger zu sein. Es muß also der gewöhnliche Bau der Zellen eines Vegetationspunktes einen anderen Grund haben. Pfeffer (Phys. II, S. 7) hebt hervor, daß der Protoplasmareichtum darauf berechnet sein dürfte, daß das Streckungswachstum sehr schnell, ohne Neubildung von Protoplasma, nur durch Wassereinlagerung, ausgeführt werden kann.

Aus den Zellen des Vegetationspunktes gehen nun bei höheren Pflanzen Dauerzellen von differentem Aussehen und ungleicher Funktion hervor. Ihre Ausbildung erfolgt bei den einzelnen Organen zu verschiedenen Zeiten. Während z. B. in einem sich streckenden Internodium die definitive Struktur zwar noch nicht vollendet, aber doch in ihren Grundzügen schon zu erkennen ist, pflegt sie sich in der Wurzel später, oft erst lange nach Vollendung der Streckung, auszubilden. Gewisse Elemente, nämlich solche mit nicht mehr wachstumsfähiger und sehr fester Membran, können naturgemäß erst nach Fertigstellung der endgültigen Länge auftreten, während umgekehrt die Gefäße gewöhnlich allen anderen Elementen vorauseilen. Da auch ihre Wandung nicht mehr oder nur beschränkt wachstumsfähig ist, so zeigen sie besondere Einrichtungen, die ihre passive Dehnung, schließlich freilich auch ihre Zerreißung, begünstigen. Ihr frühes Auftreten ist offenbar notwendig, weil schon das Wasserbedürfnis von Vegetationspunkten nur durch solche kontinuierliche Wasserbahnen gedeckt werden kann.

Wollten wir den Uebergang der embryonalen Zellen zu Dauergewebselementen im einzelnen beschreiben, so hätten wir die Grundzüge der Pflanzenanatomie hier einzuschalten; wir müssen uns aber, unter Verweisung auf die Spezialliteratur, insbesondere auf Haberlandt (1896), auf die Andeutung einiger Prinzipien beschränken.

Zunächst bemerkt man Aenderungen in der Form, im allgemeinen Umriß der Zellen. Waren sie am Vegetationspunkt annähernd isodiametrisch, so müssen sie mit dem Streckungswachstum längsgestreckt werden, wenn nicht durch fortwährende Querwandbildung die ursprüngliche Länge immer wieder hergestellt wird. Die relative Länge, d. h. das Verhältnis zwischen Länge und Durchmesser, kann noch durch mehrfache Längsteilungen gesteigert werden. Sehr häufig tritt dann ein Streben nach Abrundung der Zellen zutage;

dabei werden Wände, denen eine Querwand unter 90° ansaß, derartig gebrochen, daß nunmehr 3 Wände unter 120° an einem Punkt zusammentreffen. Außerdem pflegt vielfach in Ecken, Kanten oder gar auf größere Ausdehnung eine Spaltung der Mittellamelle aufzutreten; so entstehen die meist lufterfüllten Interzellularen, die untereinander kommunizieren und eine hervorragende Wichtigkeit für den Gaswechsel der Pflanze besitzen. Alle diese Vorgänge der Abrundung sind vielleicht in erster Linie durch den osmotischen Druck im Zellinnern zu erklären, dem gegenüber sich die Zellwand passiv verhält. Aber auch aktives lokalisiertes Membranwachstum ist ein mächtiger Faktor der Gestaltung. Wie aus den Epidermiszellen, so können gelegentlich auch aus inneren, an einen lufterfüllten Raum angrenzenden Zellen Ausstülpungen, Haare, hervorwachsen. Die Gefäßlumina können, durch Auswachsen der benachbarten Zellen, mit „Thyllen", die sich aneinander abplatten, ausgefüllt werden, und auch sonst können im Verlauf der Entwicklung eintretende Spalten (z. B. in zersprengten Sklerenchymringen) durch wuchernde Zellen geschlossen werden. Aber selbst im dichten Gewebeverband können einzelne Zellen lokales Flächenwachstum zeigen und sich z. B. mit ihrer Spitze zwischen benachbarten Elementen durchdrängen, indem sie deren Mittellamelle zerspalten und auf den Membranen gleiten. Man hat diese Art des Wachsens als „gleitendes Wachstum" bezeichnet und sich immer mehr von dessen weiter Verbreitung überzeugt. Wenn nicht einzelne Zellen lokal stärker wachsen als ihre Nachbarschaft, sondern wenn ganze Gewebe ein stärkeres gleichmäßiges Flächenwachstum haben als die benachbarten, so können sie die dadurch bedingte Form nicht ohne Kontinuitätstrennung annehmen, und solange diese ausgeschlossen ist, äußert sich die Wachstumsdifferenz nur in einer Spannung.

Man hat diese Spannungen als Gewebespannungen bezeichnet, und wir müssen diesen hier einige Worte widmen. Macht man mit dem Korkbohrer einen Markzylinder aus einem jugendlichen Internodium der Sonnenblume frei, so kann man leicht konstatieren, daß dieser sich gegenüber der Länge des verwendeten Stückes um einige Prozent verlängert, während sich die peripheren Teile um einige Prozent verkürzen. Im intakten Stengel ist also die Rinde gedehnt (in Zugspannung), das Mark komprimiert (in Druckspannung). Spalten wir den Stengel der Länge nach, so krümmen sich die Hälften im Bogen nach außen, wobei ja auch Mark und Rinde ihrem Verlängerungs- resp. Verkürzungsstreben nachkommen. Entnehmen wir einem Ast einen Rindenring, den wir einseitig aufschlitzen, und versuchen wir, ihn wieder dem Holzkörper anzulegen, so zeigt sich, daß er zu kurz ist; er hat sich in tangentialer Richtung kontrahiert. Es gibt also nicht nur Längsspannung, sondern auch Querspannung. — Die Erscheinungen der Gewebespannung wurden früher mit großem Eifer studiert, und man erwartete von ihnen Aufschlüsse über verschiedene physiologische Erscheinungen. Die Erwartungen sind indes nicht in Erfüllung gegangen, und das mag unsere kurze Behandlung des Gegenstandes rechtfertigen. Bei Gelegenheit gewisser Bewegungserscheinungen werden wir übrigens noch einmal auf ihn zurückzukommen haben.

Wenden wir uns nach diesem Exkurs wieder der Gewebedifferenzierung zu. Neben der Form der Zelle ist die Beschaffenheit ihrer Membran von Wichtigkeit. In chemischer Hinsicht wird eine

nze reine von Membranmodifikationen unterschieden, ebenso ver-ten sich in physikalischer Hinsicht die Zellhäute sehr ver-eden; endlich bestehen noch Differenzen morphologischer ur, die sich namentlich auf den Grad der allgemeinen oder rtiellen Verdickung der Membran beziehen.

An dritter Stelle ist der Zellinhalt zu nennen. Das Vor-ndensein resp. das Fehlen von Vakuole, Zellkern, Chloroplasten, koplasten, Stärke und vieler anderer Einschlüsse dient zur Cha-terisierung mehrerer Zellarten. In manchen fehlt der Inhalt auch z, bezw. ist der lebende Inhalt durch Wasser und Luft ersetzt; tzdem können solche Elemente noch wichtige Funktionen über-

lich wäre zu erwähnen, daß gewisse Elemente bei ihrer ng mit benachbarten, gleichgestalteten verschmelzen, indem ande total oder partiell resorbiert werden. Solche Zell-ionen stehen anscheinend in einem Gegensatz zu den Einzelzellen. ser Gegensatz wird aber überbrückt durch die Erfahrung, daß die ständigkeit der Einzelzellen, trotz des vorhin erwähnten gleiten-Wachstums, keine ganz vollkommene ist. Vielmehr sind alle enden Zellen der Pflanze durch feine, die Membran durchsetzende toplasmaverbindungen miteinander verknüpft, und auf Grund dieses undes kann man wohl sagen, in der kompliziertesten Pflanze, deren b durch zahllose Zellwände gefächert ist, befinde sich doch nur einziger Protoplasmakörper, gerade wie in einer Caulerpa oder in m Mucor.

Literatur zu Vorlesung 23.

KENASY. 1874. Botan. Zeitung 32, 237.
— 1878. Verh. naturw. Verein Heidelberg 2, 1.
— 1879. Verh. naturw. Verein Heidelberg 2.
— 1890. Ber. d. bot. Ges. 8, 61.
BARANETZKI. 1879. Mém. Acad. Pétersbourg VII, 27, No. 2.
BERTHOLD. 1882. Jahrb. wiss. Bot. 13, 607.
BREFELD. 1877. Unters. aus d. Gesamtgebiete d. Mycologie 3, 61.
BÜCHNER. 1901. Zuwachsgröße u. Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen. Leipzig
FRANK. 1892. Lehrbuch d. Botanik, Leipzig. 1, 376.
GOEBEL. 1898—1901. Organographie d. Pflanzen. Jena.
HABERLANDT. 1896. Physiol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Leipzig.
KRAUS, GR. 1895. Annales Jardin Buitenzorg 12, 196.
NOLL. 1902. Sitzungsber. niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde.
MÖLLER, A. 1895. Schimpers bot. Mitt. aus den Tropen, Jena 7, 119
PEDERSEN. 1874. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1, 569.
PFEFFER. 1887. Botan. Ztg. 45, 29.
POPOVICI. 1900. Botan. Centralbl. 81, 35.
RACIBORSKI. 1900. Flora 87, 17.
REINHARDT. 1892. Jahrb. wiss. Bot. 23, 479.
RIMBACH. 1897. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. 2, 1.
ROTHERT. 1894. Cohns Beitr. z. Biologie 7, 1.
SACHS. 1872. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg 1, 99.
— 1873. Arb. bot. Inst. Würzburg 1, 385.
— 1893. Flora 77, 49.
SONNTAG. 1887. Jahrb. wiss. Botan. 18, 236.
STEBLER. 1878. Jahrb. wiss. Botan. 11, 47.
de VRIES. 1880. Landw. Jahrb. 9, 37.
WENT. 1895. Annales Jard. Buitenzorg 12, 1.
WIESNER. 1876. Flora 59, 467.

Vorlesung 24.

Aeußere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung I.

Die Form der Pflanze wird durch eine große Menge von Ursachen bestimmt, die wir in zwei Gruppen bringen: innere Ursachen, die vom Organismus ausgehen, und äußere, die von der Außenwelt herrühren. In der Natur kombinieren sich stets die äußeren Faktoren mit den in der Pflanze selbst gegebenen, und es genügt zu irgend welcher pflanzlicher Tätigkeit niemals eine dieser Gruppen von Ursachen; zum Zweck der Untersuchung und Darstellung aber müssen wir sie möglichst zu trennen suchen. Bei den äußeren Faktoren, die wir jetzt im einzelnen betrachten, können wir die rein chemisch-physikalische Beeinflussung durch die anorganische Umgebung von den komplizierteren „sozialen" Einflüssen, die von anderen Organismen ausgehen, unterscheiden.

So wie wir bei früheren Gelegenheiten die Abhängigkeit gewisser Funktionen (z. B. Atmung, Assimilation etc.) von äußeren Faktoren behandelt haben, so ist es jetzt unsere Aufgabe, den Einfluß der äußeren Faktoren auf das Wachstum zu studieren; wir beschränken uns aber nicht auf diese einzelne Funktion, sondern fragen an dieser Stelle zugleich auch nach der Wirkung der Außenwelt auf das Leben im ganzen.

Es liegt jedoch nicht in unserer Absicht, eine möglichst vollständige Aufzählung der bis jetzt bekannt gewordenen Wirkungen jedes einzelnen Faktors zu geben; vielmehr müssen wir uns mit einigen Beispielen begnügen und können nicht in jedem Einzelfall die Beeinflussung sämtlicher Wachstumsperioden behandeln; es wird also bald das embryonale Wachstum, bald die Streckung oder die innere Ausgestaltung unser Interesse mehr in Anspruch nehmen.

Allgemein haben wir noch für sämtliche äußere Faktoren zu bemerken (vgl. Pfeffer, Phys. II, 85), daß sie entweder direkt oder indirekt wirken. Direkte Folgen, bei denen der äußere Faktor die Energie für das Geschehen in der Pflanze liefert, sind jedenfalls ganz außerordentlich selten; fast überall sehen wir indirekte Wirkungen: die Außenwelt wirkt als Reiz auf die Pflanze, sie löst in ihr gewisse Folgen aus, die mit den eigenen Energiemitteln der Pflanze ausgeführt werden. Unter den Reizen können wir eine erste Gruppe als formale Bedingungen bezeichnen; sie sind absolut unentbehrlich, damit überhaupt eine Entwicklung an der Pflanze eintritt, sie sind die allgemeinen Lebensbedingungen. Daneben gibt es auch Reize, die entbehrlich sind, die aber oft einen sehr großen Erfolg haben, wenn sie die Pflanze treffen. Alle Reize können entweder nur eine Beschleunigung oder Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit herbeiführen, und dann ist ihre Bedeutung eine ephemere; oder sie lenken Wachstum und Gestaltung in bestimmte Bahnen (formative Reize), indem sie entweder nur die Größe und die Zahl, oder auch die Stellung, Symmetrie, Richtung und Polarität der Organe beeinflussen. In einfachen Fällen bringen sie nur quantitative, in komplizierteren Fällen aber auch qualitative Erfolge hervor.

Wir beginnen mit den Aetherschwingungen, von denen uns hier nur Wärme und Licht interessieren; die Elektrizität spielt

keine Rolle unter den Ursachen des Wachstums und der Gestalt der Pflanze. Als erstes tritt uns die Tatsache entgegen, daß sich das Wachstum, ja überhaupt das ganze Leben der Pflanze nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen abspielt. Schon die Erfahrungen des gewöhnlichen Lebens machen es deutlich, daß diese Grenzen für verschiedene Pflanzen ganz ungleich sind. Wissenschaftliche Studien bestätigen das. Wie bei vielen anderen Funktionen, so können wir auch beim Wachstum die drei Kardinalpunkte der Temperatur konstatieren, das Minimum und Maximum und dazwischen das Optimum.[1]) Algen der arktischen Meere scheinen selbst unter 0° zu wachsen, für die meisten Süßwasseralgen liegt das Temperaturminimum bei Null oder wenig darüber. Von höheren Organismen seien die Samen von Triticum vulgare und Sinapis genannt, die jedenfalls bald oberhalb von 0° zu keimen beginnen, während Phaseolus erst bei 9°, Cucumis sativus bei ca. 16°, der Tuberkulosebazillus erst bei 30° und die sog. thermophilen Bakterien bei noch höherer Temperatur zu wachsen anfangen. Vermutlich ist das Maximum der Temperatur wieder bei vielen Meeresalgen besonders niedrig; es liegen aber gerade für die Bewohner kalter Meere keine Beobachtungen vor. Unter den Süßwasseralgen wird für Hydrurus das sehr niedrige Maximum von 16° angegeben, für die Mehrzahl der Landpflanzen liegt dasselbe zwischen 30 und 45°, nur bei den Sukkulenten, die 50—52° C ertragen (vgl. S. 55), dürfte auch noch bei dieser Temperatur Wachstum stattfinden. Andrerseits treten in Substraten, die sich durch Gärtätigkeit erhitzt haben, die thermophilen Bakterien mit einem Maximum von 75° und in natürlichen heißen Quellen Algen auf, die angeblich noch weniger gegen Hitze empfindlich sind.[2]) Im allgemeinen sind also die beiden extremen „Kardinalpunkte" der Temperatur bei den Pflanzen kalter Standorte tief, bei denen, die in warmer Umgebung zu leben pflegen (also auch bei den Parasiten der warmblütigen Tiere), hoch gelegen; der Spielraum zwischen denselben wechselt indes doch sehr, denn er beträgt bei Hydrurus höchstens 16° C, bei der Mehrzahl der Pflanzen 30—40, bei manchen Cacteen aber vielleicht mehr als 50° C. Wie leicht verständlich, ist das Wärmebedürfnis, das sich in der Lage von Minimum und Maximum ausspricht, ein Faktor von fundamentaler Bedeutung für die Verteilung der Pflanzen auf der Erde. Die Lage dieser Punkte ist indes keine ganz feste, denn sowohl bei höheren Pflanzen wie auch ganz besonders bei Bakterien ist es gelungen, sie zu ändern. So hat Dieudonné (zitiert nach Pfeffer, Phys. II, 91) bei Bacillus anthracis durch allmähliche Akkomodation das Minimum von 12—14° auf 10° C, bei Bacillus fluorescens das Maximum von 35 auf 41,5 verlegen können. Auch ist festgestellt, daß die Lage der Kardinalpunkte vielfach von anderen Faktoren abhängt, also durch Nahrung, Sauerstoff, Licht etc. beeinflußt wird (vgl. Pfeffer, Phys. II, 91). Neben den spezifischen Differenzen existieren dann auch solche der einzelnen Organe, sowie der verschiedenen Entwicklungsstadien. Bei vielen unserer Frühjahrspflanzen werden z. B. die Blüten schon durch eine viel niedrigere Temperatur zum Wachsen veranlaßt als die Vegetationsorgane, die letzteren treten also oft erst

[1]) Die folgenden Spezialangaben sind Pfeffers Physiologie II, entnommen.
[2]) Löwenstein 1903 (Ber. D. bot. Ges. 21, 317) findet, daß die Algen im Karlsbader Sprudel nicht bis 70° C, sondern bis höchstens 52° C aushalten.

nach dem Abblühen in Erscheinung (Tussilago, Crocus, Kirsche etc.). Bei Penicillium findet die Keimung der Sporen zwischen 1,5 und 43° C, das weitere Wachstum des Mycels zwischen 2,5 und 40° C und die Sporenbildung nur zwischen 3 und 40° C statt (Wiesner 1873). Bei Stecklingen pflegt eine hohe Temperatur Bedingung der Wurzelbildung zu sein.

Innerhalb der Grenzen sind nun aber die verschiedenen Temperaturen durchaus nicht gleichgültig für die Pflanze. An dem Gang der Wachstumsgeschwindigkeit ersieht man vielmehr, daß zunächst mit dem Steigen der Temperatur eine Förderung, späterhin eine Hemmung des Wachstums erzielt wird. Stellen wir also den in der Zeiteinheit erzielten Zuwachs in seiner Abhängigkeit von der Temperatur graphisch dar, so erhalten wir eine Kurve, die erst steigt, dann wieder fällt; der Höhepunkt der Kurve bezeichnet das Wachstumsoptimum, und dieses ist bald in der Mitte zwischen Minimum und Maximum, bald mehr dem einen oder dem anderen genähert. Die Kurve hat aber gewöhnlich nicht nur einen Hauptgipfel, sondern auch noch mehrere sekundäre, und sie verläuft überhaupt aus unbekannten Gründen sehr unregelmässig; das zeigt z. B. ein Blick auf die nachfolgende Zahlenreihe, die wir Köppen (1870) verdanken.

Länge des Hypokotyls von Pisum in 48 Stunden (Mittelwerte aus mehreren Messungen):

bei	10,4°	14,4	17,0	18,0	21,4	23,5	24,2	25,1	26,6	28,4
	5,5	5,0	5,3	8,3	25,5	30,0	45,8	27,8	53,9	23,0
bei	28,5	29,0	29,9	30,2	30,6	30,9	31,1	33,5	33,6	36,5
	40,4	24,5	34,6	38,5	40,8	28,6	38,9	23,0	8,0	8,7

Wird das Maximum überschritten, so hört allmählich das Wachstum auf, das Leben ist aber zunächst noch nicht in Gefahr; der Organismus befindet sich in einem Zustand, den man „Wärmestarre" zu nennen pflegt; den Zustand der Wachstumsfähigkeit innerhalb der Temperatur, die durch das Maximum und Minimum begrenzt wird, bezeichnet man dagegen als „Thermotonus". Eine Ueberschreitung des Maximums um 1—2° pflegt aber schon bei kurzer Dauer schädlich und bei längerer Dauer tödlich zu wirken; während von Penicillium z. B. viele Tage lang eine Temperatur ertragen wird, die nur etwa 1° C über dem Maximum liegt, bleiben viele Phanerogamen nur 1 bis $1^1/_2$ Stunden im Ultramaximum am Leben (Hilbrig 1900). Je mehr aber die Maximaltemperatur überschritten wird, desto rascher tritt der Tod ein. Daß die absolute Lage der Tötungstemperatur wieder weitgehende Differenzen aufweist, ist selbstverständlich, da sie ja in nahem Zusammenhang mit dem Wachstumsmaximum steht. Spezifische Unterschiede ergeben sich z. B. daraus, daß Vicia faba schon bei 35°, Secale erst bei 44° (Hilbrig 1900), andere Pflanzen erst bei ca. 50° C absterben (Sachs 1864). Differenzen zwischen verschiedenen Organen ein und derselben Pflanze werden z. B. durch den Befund von Leitgeb (1886) illustriert, wonach in den Blättern von Galtonia durch Erwärmen auf 59° während 10 Minuten alle Zellen zugrunde gehen mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen. Außerdem sind dann viele Dauerzustände der Pflanzen, so vor allem die Sporen der Bakterien, in hohem Grade unempfindlich gegen die Temperatur, denn bekanntlich können manche derselben längere Zeit, aber doch nicht auf die Dauer, Siedehitze ertragen. Auch werden alle Pflanzenteile, die das Austrocknen ertragen können, im wasserfreien Zustand von hoher Temperatur nicht geschädigt. In trockner Luft können also Samen, Sporen,

Moose und Flechten vielfach 100—120° aushalten. Ueber die Ursache des Wärmetodes wissen wir so wenig wie über die Ursache des Thermotonus, jedenfalls darf man nicht glauben, daß es sich etwa um eine einfache Gerinnung des Eiweißes handle, wie wohl gelegentlich angenommen wurde; dagegen spricht schon die Tatsache, daß der Wärmetod vielfach bei ganz niedrigen Temperaturen eintritt.

Wie die supramaximale, so wirkt auch die inframinimale Temperatur zunächst nur wachstumshemmend, sie führt also zu einer Kältestarre. Während dann einige Organismen bei andauernder Kältestarre rasch durch „Erfrieren" zugrunde gehen, können andere selbst monate- oder jahrelang in kältestarrem Zustand verharren. Der Kältetod erfolgt bei gewissen tropischen Pflanzen (Molisch 1897) schon über 0° C, bei anderen weit unter Null. Betrachten wir zunächst turgeszente Organe, so muß bei genügender Erniedrigung der Temperatur Eisbildung in ihnen eintreten, und man hat konstatiert (Müller-Thurgau 1886), daß viele Pflanzen in dem Moment zugrunde gehen, in dem die Eisbildung stattfindet: Kartoffeln z. B. können, wenn die Eisbildung verhindert wird, in —2° C am Leben bleiben, während sie, wenn sich Eis bildet, bei —1° C absterben. In solchen Fällen muß also die Bildung des Eises die Todesursache sein. Um so auffallender ist es da, daß andere Pflanzen wie unsere Bäume und manche, auch im Winter wachsende Unkräuter (Stellaria media, Senecio vulgaris) ein völliges Durchfrieren und ebenso das Wiederauftauen eventuell mehrmals hintereinander aushalten können. — Durch weitere Abkühlung werden aber schließlich auch gefrorene Organe getötet, und keine turgeszente Zelle kann beliebig tief abgekühlt werden. Vielleicht handelt es sich in vielen Fällen nur um eine Wasserentziehung, die ja mit der Eisbildung notwendig verbunden ist und von den meisten Pflanzen nur in gewissem Grad ertragen wird. Tatsache ist jedenfalls, daß die wasserfreien Organe, Samen und Sporen, auch durch die tiefsten Temperaturen nicht getötet werden konnten, so z. B. durch die während fünf Tagen unterhaltene Temperatur von rund —200° C (Brown und Escombe 1895), sowie durch kürzer währende Abkühlung auf —250° C (Thiselton Dyer 1899). Ein weiteres Eingehen auf die hier sich anschließenden Fragen würde uns zu weit von unserem eigentlichen Thema abbringen, wir verweisen daher auf die Literatur, insbesondere auch auf deren Behandlung bei Pfeffer (Phys. II § 65—68).

Was wir von den Wirkungen der Temperatur in der termotonischen Pflanze bisher kennen gelernt haben, sind Reize, die zu Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachstums führen, also Aenderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit, die sich am meisten in der Periode der Streckung geltend machen. Nun kann aber bei verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit schließlich doch dieselbe absolute Größe, die gleiche Gestalt erreicht werden, wenn nur die Wachstumsdauer sich entsprechend ändert. Das scheint auch im allgemeinen der Fall zu sein; Pflanzen, die bei optimaler Temperatur erwachsen sind, sehen nicht anders aus, als solche, die bei supra- oder infra-optimaler Temperatur kultiviert wurden. Mit der Annäherung an die Grenztemperaturen treten aber Aenderungen ein: es wird nahe dem Minimum die Länge der wachsenden Region vergrößert, nahe dem Maximum verkürzt (Popovici 1900), ferner bleiben bei dauernder Kultur in niedriger Temperatur die Internodien kürzer, die Wachstumsdauer

erfährt also nicht die notwendige Verlängerung. Damit ist also ein formativer Erfolg der Temperatur erzielt; solche sind auch sonst noch beobachtet, aber sie spielen im ganzen nur eine geringe Rolle. Wohl den tiefgreifendsten Effekt einer Temperaturänderung hat VOECHTING (1902) bei der Kartoffelsorte „Marjolin" beobachtet. Bei 6 bis 7° C gehen aus dem „Vortrieb" Knollen (Fig. 87, *I*), bei 20° C normale Laubsprosse (87, *II*) hervor. Solche Qualitätsänderungen sind jedenfalls nur selten durch die Temperatur bedingt.

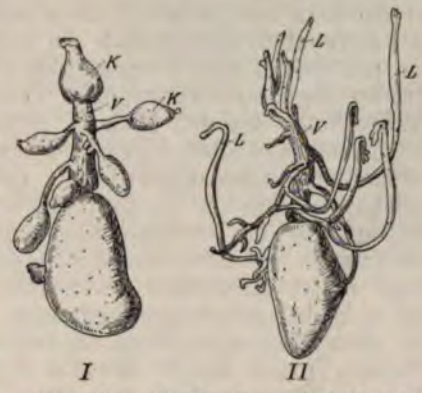


Fig. 87. Knolle der „Marjolin"-Kartoffel. *I* nach 4—5wöchentlicher Kultur bei einer Temperatur von 6—7° C. *II* nach 17tägiger Kultur in 25° C. Die Wurzeln sind in der Zeichnung weggelassen. *V* Vortrieb. *K* Knollen. *L* etiolierte Laubtriebe. Nach VOECHTING, Bot. Ztg. 1902 Taf. 3.

Wenden wir uns jetzt zum Licht, so kommen wir auf einen Faktor, der auf die Gestaltung der Pflanze offenbar von jeher einen sehr großen Einfluß gehabt hat (vgl. S. 304, Anm. 1) und auch jetzt noch ausübt. Das Licht unterscheidet sich in bezug auf seine Bedeutung für das Pflanzenwachstum grundsätzlich von der Wärme. Viele Organismen machen ihren ganzen Entwicklungsgang im Dunkeln durch, von anderen gedeihen wenigstens gewisse Teile, so z. B. die Wurzeln, dauernd im Finstern; es ist also das Licht keine allgemeine direkte Wachstumsbedingung. Indirekt freilich gehört es zu den allgemeinen Existenzbedingungen der Pflanzenwelt, ja überhaupt aller Organismen, denn es liefert die Energie bei der Bildung organischer Substanz in der grünen Pflanze, und von dieser organischen Substanz hängt ja das Gedeihen fast sämtlicher Organismen auf der Erde ab. Doch diese Wirkung des Lichtes bleibt hier ganz außer Betracht. Sorgen wir für einen genügenden Vorrat an Nährstoffen, dann vermag die große Mehrzahl von Pflanzen und Pflanzenteilen auch ohne Licht zu wachsen; das Licht bedingt also nicht allgemein erst einen Zustand der Wachstumsfähigkeit, den wir in Analogie mit dem Thermotonus als Phototonus bezeichnen könnten; ebenso wird die Pflanze im allgemeinen durch Lichtentzug nicht dunkelstarr. In vielen Fällen, in denen man von Dunkelstarre spricht, handelt es sich in Wirklichkeit um Erscheinungen, die nur indirekt mit dem Lichtmangel zusammenhängen (JOST 1895). Nur in wenigen Fällen konnte nachgewiesen werden, daß das Licht eine unentbehrliche formale Bedingung für das Wachstum ist. So ist festgestellt, daß manche Samen gar nicht oder schlecht keimen, wenn sie dauernd verdunkelt sind: Viscum album (WIESNER 1894), Veronica peregrina (HEINRICHER 1899) und Nicotiana (RACIBORSKI 1900) seien als prägnante Beispiele angeführt. Ganz besonders verbreitet findet sich dieselbe Erscheinung bei den Sporen der Farne und Moose (BORODIN 1868, LEITGEB 1876). Daß es sich hier aber nicht etwa um eine assimilatorische Wirkung des Lichtes, also um Herstellung der nötigen

Baustoffe, sondern um eine spezifische Reizwirkung handelt, das geht unter anderem daraus hervor, daß z. B. beim Tabak eine einstündige Beleuchtung der wasserdurchtränkten Samen genügt, um dann auch im Dunkeln die Keimung zu ermöglichen, daß ferner die Keimung der genannten Sporen auch im kohlensäurefreien Raum eintritt, und daß schließlich die Wirkung des Lichtes durch andere Reize ersetzt werden kann: so wirkt hohe Temperatur (32° C) bei den Farnen, Zuckerlösung bei den Moosen (Heald 1898, Göbel 1896).

In solchen Fällen, die aber entschieden als Ausnahmen von der Regel betrachtet werden müssen, kann man also von einem Minimum von Licht reden, das zur Entwicklung unentbehrlich ist; ganz allgemein existiert aber ein bestimmtes Lichtmaximum, dessen Ueberschreitung die Pflanze zunächst am Wachstum hindert, später auch tötet. Die Lage dieses Maximums ist wieder spezifisch verschieden. Es liegt tief z. B. bei den Schattenpflanzen, wie sie in unseren Wäldern, aber vor allen Dingen im Meer, in reicher Auswahl zu finden sind. Diese Pflanzen gehen durch direktes Sonnenlicht zugrunde. In ähnlicher Weise lichtempfindlich sind viele Bakterien, die durch kurze Einwirkung von Sonnenlicht oder gar schon von diffusem Licht getötet werden. Noch viel tiefer als bei den Schattenpflanzen liegt das Lichtmaximum bei manchen unterirdischen Organen. So ist bekannt, daß die Knospen der Kartoffelknolle im Dunkeln leicht austreiben, während diffuses Tageslicht sie am Wachsen hindert. Auch bei manchen, aber nicht bei allen Wurzeln läßt sich, wie wir noch später sehen werden, eine ähnliche Begünstigung durch Verdunkelung konstatieren. Die höchsten Lichtintensitäten können die Pflanzen ertragen, die in der Natur an sonnigem Standort zu gedeihen pflegen, ihr Maximum wird also erst dann erreicht, wenn das Sonnenlicht durch Linsen konzentriert wird. Die verschiedenen Organe der Pflanze sind nicht alle gleichempfindlich, so werden z. B. die Chlorophyllkörner vielfach schneller geschädigt als das übrige Protoplasma.

Im einzelnen Organ ändert sich während seiner Entwicklung die Lage des Lichtmaximums oft recht beträchtlich. Die Sprosse der Kartoffel z. B. zeigen nur in ihrer Jugend die starke Hemmung durch das Licht. Sehr auffallende Verhältnisse treffen wir bei den Cacteen. Ihre Sprosse verlieren auf die Dauer durch die Beleuchtung die Wachstumsfähigkeit; kommen sie in die Dunkelheit, so beginnen sie von neuem zu wachsen, und dieses Wachstum dauert dann auch bei erneuter Beleuchtung zunächst noch fort. Es wird also durch die Verdunkelung der Vegetationspunkt zu neuer Tätigkeit angeregt. Analog verhalten sich auch manche Wasserpflanzen wie Elodea, Ceratophyllum, Myriophyllum; wie Moebius (1895) beobachtete, fangen bei diesen nach Verdunkelung die am Licht ausgewachsenen Internodien wieder an zu wachsen. Anders ausgedrückt übt also das Licht bei den Cacteen auf das embryonale Wachstum am Vegetationspunkt, bei den genannten Wasserpflanzen auf das Streckungswachstum der Internodien einen hemmenden Einfluß aus.

Wenn somit in der Lage des Maximums und des Mimimums der Belichtung für die einzelnen Pflanzen, ja sogar für die einzelnen Organe die weitgehendsten Differenzen bestehen, so ist klar, daß sich auch über die Lage des Optimums nichts Allgemeines sagen läßt.

In der Natur sind nun alle Organe, die überhaupt Licht empfangen, schon durch den periodischen Wechsel zwischen Tag und Nacht, aber

auch aus anderen Gründen, häufigen Schwankungen in der Beleuchtung ausgesetzt, und experimentell läßt sich feststellen, daß sowohl bei den Organen, die zur normalen Entwicklung eines gewissen Lichtquantums benötigen, wie auch bei solchen, die in völliger Finsternis wachsen können, vielfach, aber nicht allgemein, ein Wechsel in der Lichtintensität auf die Wachstumsgeschwindigkeit einwirkt. Am deutlichsten tritt das hervor, wenn man die Wachstumsgeschwindigkeit im Dunkeln vergleicht mit der bei mehr weniger starker Beleuchtung. Wir geben zunächst einige Beispiele von Organen, die bei andauernder Dunkelheit wachsen können. Stameroff (1897) bestimmte den Zuwachs (in Mikrometerteilen) der nachfolgenden Objekte, die bei konstanter Temperatur abwechselnd 10—15 Minuten mit einer elektrischen Lampe beleuchtet und dann wieder verdunkelt wurden.

Objekt	Expositionszeit	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel	Licht	Dunkel
Mucor, vegetative Zellen	10′	7	7	7	7	7	7	7	7	7
„ Sporangienträger	15′	10	9	9,5	8,75	9,25	8,5	9,25	8,25	—
Marchantia, Wurzelhaare	10′	6	4,5	6,25	4,5	6,25	4,5	6,25	4	—
Robinia, Pollenschlauch	15′	—	6	6	6	6	6,5	6	6	6

Bei dieser Versuchsanordnung war also bei Pollenschläuchen und den gewöhnlichen Zellen von Mucor das Licht ganz ohne Einfluß auf das Wachstum, während die Sporangienträger von Mucor und die Marchantia-Wurzelhaare durch die Beleuchtung eine oft beträchtliche Wachstumsverringerung erfuhren. Aehnliche Retardationen durch das Licht sind durch Sachs (1872), Prantl (1873), Strehl (1874), Kny (1902) bei Stengeln, Blättern und Wurzeln der höheren Pflanzen nachgewiesen worden. Kny verglich Wurzeln, die am Lichtwechsel gehalten worden waren, mit solchen, die in der gleichen Zeit dauernd verdunkelt waren, und fand nach Ablauf mehrerer Tage die beleuchteten beträchtlich kürzer als die verdunkelten. Die meisten der genannten Autoren haben dagegen die Pflanzen am Lichtwechsel belassen und haben die Zuwachse während der Nacht mit den während des Tages erfolgten — natürlich bei konstanter Temperatur — verglichen. Den Einfluß kurzer abwechselnder Verdunklung und Erhellung bei Phanerogamen hat Reinke (1876) studiert, der bei Helianthushypokotylen in je $^1/_4$ Stunde folgende Zuwachse (in μ) erhielt:

Dunkel	Hell	Dunkel	Hell	Dunkel	Hell
125	60	120	54	116	71

Diese Verringerung des Wachstums durch Licht kann, wie schon bemerkt, in einzelnen Fällen bis zur völligen Unterdrückung des Wachstums gehen, und eine genügend hohe Lichtintensität wird schließlich wohl bei jeder Pflanze zu diesem Ziele führen. Im allgemeinen aber bewirkt das gewöhnliche Tageslicht, selbst wenn es kontinuierlich einwirkt, nur eine Retardation, keine Aufhebung des Wachstums. Das zeigen ebenso die Beobachtungen an Pflanzen im hohen Norden wie die Versuche, die Bonnier (1895) in unseren Breiten mit künstlichem Licht ausgeführt hat.

Durch die bisher behandelten Beschleunigungs- wie Hemmungsreize muß die endliche Gestalt und die Größe der Pflanze nicht beeinflußt werden; sie wird aber tatsächlich häufig beeinflußt, und somit kommen wir zur Besprechung von formativen Einflüssen des

Lichtes. Dabei haben wir Wirkungen zu unterscheiden, die v
Intensität, von der Richtung und von der Qualitä
Lichtes herrühren.

Am längsten bekannt und am auffallendsten sind die form
Effekte einer andauernden Verdunklung. Sehen wir ganz ab v
häufig auftretenden Veränderung der Farbe, so zeigen Pflanze
im Dunkeln erwachsen, gewisse Eigentümlichkeiten in ihrer G
die man als „Etiolement" zu bezeichnen pflegt.

Die reine Etiolements-Wirkung der Verdunklung kommt
lich nur dann zur Geltung, wenn nicht mit der Lichtentziehun

I *I*

Fig. 88. Dahlia variabilis. *I* am Licht, *II* im dunkeln Raum erw
Photographische Aufnahme. Gleiche Verkleinerung.

andere Faktoren sich gleichzeitig verändern. Eine indirekte
ist z. B. bei grünen Pflanzen das Aufhören der CO_2-assimilatio
der dadurch bedingte Nahrungsmangel. Wir setzen deshalb, we

jetzt die verschiedenen Typen des Etiolements betrachten, voraus, daß ein solcher Nahrungsmangel ausgeschlossen ist, d. h. wir lassen Pflanzen im Dunkeln wachsen, die mit Reservestoffen reichlich versehen sind (Samen, Knollen, Bäume). Vergleichen wir nun eine etiolierte Dahlia variabilis (Fig. 88, *II*) mit einer am Licht erwachsenen (Fig. 88, *I*), so finden wir bei ersterer die Internodien und auch die Blattstiele übermäßig verlängert, die Blattspreiten dagegen klein und unentwickelt. Mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Blätter auf einem embryonalen Entwicklungszustande stehen geblieben sind; ihre Zellen zeigen eine geringe Differenzierung. Auch im Stengel ist die letzte Phase des Wachstums nicht vollendet, namentlich die mechanischen Elemente fehlen, und deshalb sind die etiolierten Sprosse wenig fest; abgesehen davon aber sind alle einzelnen Zellen sehr viel mehr in die Länge gewachsen als beim normalen Zweig, und auch ihre Zahl ist größer. — Aehnlich wie Dahlia verhält sich die Mehrzahl der Dikotylen, die normalerweise entwickelte Internodien haben; aber selbst bei sog. Rosettenpflanzen wie Sempervivum kann (Wiesner 1891, Brenner 1900) das Etiolement in Verkleinerung der Blätter und Streckung der sonst gestauchten Internodien, also in einer Auflösung der Blattrosette, bestehen (Fig. 89, *III*). Dies trifft indes nicht überall zu. Organe, die normalerweise im Dunkeln wachsen, reagieren naturgemäß auf die Dunkelheit anders als die am Licht gedeihenden. Sonst wäre ja z. B. die Ausbildung von Zwiebeln mit gestauchten Internodien im Boden gar nicht möglich. Zwiebelpflanzen, z. B. die zwiebeltragenden Oxalisarten, zeigen in der Tat ganz andere Etiolementserscheinungen. Bei ihnen bleibt die Verlängerung des Stammes vollkommen aus; dafür verlängern sich aber die einzelnen Blattstiele ganz beträchtlich, während die Blattlamina klein bleibt (Jost 1895). Bei Oxalis Deppei z. B. waren im Dunkeln wachsende und noch nicht ausgewachsene Blattstiele 58 bis 78 cm lang, während die Kontrollexemplare, die in einem Zimmer bei mäßiger Beleuchtung standen, Blattstiele von 18—23 cm aufwiesen.

Fig. 89. Sempervivum assimile. *I* normal. *II* im feuchten Raum erwachsen. *III* im dunkeln Raum erwachsen. Nach Brenner (1900).

An das Verhalten der Oxalisarten schließen sich viele Monokotylen an, bei denen die Stengel im Wachstum hinter den Blättern zurückzustehen pflegen. Diese Pflanzen bilden im Licht wie im Dunkeln ungefähr gleich lange Sprosse, dagegen erfahren im Dunkeln die Blätter durch andauernde Tätigkeit ihres basalen Vegetationspunktes eine bedeutende Ueberverlängerung, bleiben aber im allgemeinen schmaler als am Licht.

Man hat sich gewöhnt, diese zwei Typen des Etiolements als den der Monokotylen und den der Dikotylen zu unterscheiden. In beiden Abteilungen gibt es aber Pflanzen genug, die als Ausnahmen bezeichnet werden müssen, insofern als sie überhaupt nicht etiolieren

oder sich beim Etiolement anders verhalten als ihre Verwandten. Zu den Gewächsen, die im Dunkeln keine Ueberverlängerung der Achse zeigen, gehören einige Schlingpflanzen, wie Humulus und Dioscorea; ihr Verhalten erscheint begreiflich, wenn man bedenkt, daß bei den Schlingpflanzen schon am Licht übermäßig lange Internodien mit lange Zeit klein bleibenden Blättern ausgebildet werden. Ferner sind Pflanzen bekannt, bei denen im Dunkeln die Blattflächen nicht wesentlich kleiner ausfallen als am Licht, so Beta, Taraxacum und Tragopogon. Keine Verlängerung der Sprosse findet unter den Dikotylen, wie bemerkt, bei den zwiebeltragenden Oxalisarten statt, während sich unter den Monokotylen Tradescantia fast wie eine Dikotyle verhält: die Blätter bleiben klein und die Internodien werden lang; ferner bilden die Paniceen unter den Gräsern, z. B. der Mais, sehr stark verlängerte Hypokotyle aus, und die Blätter der Hyacinthe werden im Dunkeln schmaler und kürzer als am Licht. Bei den Cacteen endlich bleiben die im Dunkeln erwachsenen Sprosse kürzer, oft sehr beträchtlich kürzer, als am Licht (Voechting 1894, Goebel 1895).

Etiolement kommt aber nicht nur bei den Mono- und Dikotylen vor; auch bei den Gymnospermen, Farnen, Moosen, Algen und Pilzen ist es beobachtet. Auf einige Fälle wird aus besonderen Gründen noch zurückzukommen sein, hier seien nur einige Beispiele aus der Reihe der Pilze angeführt (vgl. Pfeffer, Phys. II, 102). Sehr auffallend macht sich z. B. die Wirkung der Dunkelheit bei einigen Coprinusarten geltend, bei denen eine starke Verlängerung der Stiele und eine Verkleinerung der Hüte stattfindet; im Extrem geht das soweit, daß bei gewissen Arten die Hutbildung überhaupt unterdrückt wird (z. B. Copr. stercorarius), womit dann ein Erfolg der Dunkelheit konstatiert ist, den man nicht mehr als Etiolement bezeichnen kann. Eine Ueberverlängerung der Sporangienstiele ist bei manchen Mucorineen (Pilobolus) beobachtet worden, eine Verlängerung des Perithecienhalses auf die fünffache Länge bei Sphaeria velata etc.

Bei der Frage nach den Ursachen des Etiolements beanspruchen die zuletzt angeführten Beispiele von etiolierenden Pilzen ein ganz besonderes Interesse. Denn bei diesen ist ja die Nebenwirkung des Lichtes, die mit der Bildung von Nährstoffen im Chlorophyll zusammenhängt, ganz ausgeschlossen. Man kann freilich auch für die höheren Pflanzen leicht nachweisen, daß die Verdunklung nicht durch Sistierung der CO_2-assimilation das Etiolement herbeiführt. Kultiviert man autotrophe Pflanzen am Licht, aber im kohlensäurefreien Raum, so schließt man die CO_2-assimilation aus, aber man beobachtet trotzdem keine Andeutung von Etiolement.

Zudem zeigt ja schon das verschiedene Verhalten der einzelnen Organe einer Pflanze, sowie die Differenzen verschiedener Spezies, daß es sich beim Etiolement um eine Reizwirkung des Lichtentzuges handelt, die je nach Umständen zu höchst differenten Auslösungen führt. In erster Linie tritt wohl stets eine Veränderung der normalen Korrelationen zwischen den Organen ein; die starke Entwicklung der Internodien verhindert bei den Dikotylen das übliche Flächenwachstum der Blattspreite. Dementsprechend kann man bei Phaseolus und bei Mimosa auch im Dunkeln Blätter von ungefähr normalen Dimensionen erzielen (Jost 1895), wenn man diese durch Ausbrechen aller Knospen vor der Konkurrenz mit sich streckenden Sprossen schützt;

man kann auch nach PALLADIN (1890) das gleiche Ziel erreichen, wenn man die Internodien durch einen geeigneten Verband an der Streckung hindert. Wie aber im einzelnen die Wirkung der Beleuchtung bezw. der Verdunklung das Wachstum der Zellen beeinflußt, das ist noch unbekannt, und die zahlreichen Versuche einer Erklärung bestehen zumeist in der einseitigen Hervorhebung eines möglichen Faktors, wie Turgor, Dehnbarkeit der Zellwand etc.; sie sind deshalb nur geeignet, das Problem einfacher erscheinen zu lassen, als es in Wirklichkeit ist. Unter anderem ist z. B. auch zu bedenken, daß man im Etiolement gar nicht nur eine reine Lichtwirkung zu sehen bekommt, daß vielmehr auch sekundäre Einflüsse des Lichtentzuges, vor allem die Hemmung der Transpiration, mit in Betracht kommen (S. 389).

Besser als über die Ursachen sind wir im großen und ganzen über die biologische Bedeutung des Etiolements orientiert (GODLEWSKI 1889, DARWIN 1896). Wenn wir die Ueberverlängerung bestimmter Organe als das Wesentlichste am Etiolement betrachten, so dürfen wir diese Erscheinung als eine Anpassung, als den Versuch der Pflanze auffassen, der Dunkelheit zu entfliehen. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es gleichgültig, ob die Internodien des Stengels oder die Blattstiele sich verlängern. Die Hauptsache ist, daß die speziell lichtbedürftigen Organe aus dem Dunkeln herausgehoben werden. Als zweckmäßig kann dann noch bezeichnet werden, daß die Blätter klein bleiben, solange sie nicht funktionieren können. Inwieweit auch bei den Fruchtkörpern der Pilze oder Moose die Ueberverlängerung von Nutzen ist, verdient noch nähere Untersuchung. In unseren im dunkeln Raum ausgeführten Versuchen hat freilich keine Pflanze einen Nutzen vom Etiolement; an ihrem natürlichen Standort aber kommen z. B. die anfänglich unterirdisch wachsenden Sprosse oder kriechenden Teile, die mit Laub bedeckt oder mit Erde verschüttet wurden, durch Etiolement in Verbindung mit ihrem Geotropismus (Vorl. 34) wieder ans Tageslicht. Durch Etiolement und Heliotropismus (Vorl. 36) gelangt die Pflanze ganz allgemein an die für sie günstige Lichtintensität. Etiolement wird nämlich nicht nur durch absolute Dunkelheit erzielt; schon eine Lichtverminderung wirkt im gleichen Sinne, und es prägt sich überhaupt jede Lichtintensität, die einer Pflanze zufließt, in ihrem Bau aus. Mit zunehmender Lichtintensität wächst die Größe der Blätter bis zu einem gewissen Maximum, um bei weiter steigender Beleuchtung wieder abzunehmen; umgekehrt verhält sich der Stengel, dessen Ueberverlängerung in etwas zu starkem Licht namentlich BERTHOLD (1882) bei gewissen Algen konstatiert hat. Offenbar folgt aber auf diese Verlängerung bei weiterem Steigen der Lichtintensität wieder ein Abnehmen und schließlich sogar ein völliges Aufhören des Wachstums. Eine Zunahme der Blattfläche mit Steigerung der Beleuchtung ist ohne Schwierigkeit festzustellen, wenn man etiolierte Blätter mit normalen vergleicht. Daß aber bei mäßigem Licht, im Schatten, die Blätter größer werden als in der direkten Sonne, das geht unter anderem aus den Messungen STAHLS (1883) hervor, der bei der Buche die Sonnenblätter fast nur die Hälfte, beim Hollunder sogar nur den vierten Teil der Fläche von Schattenblättern erreichen sah. In naher Beziehung zur Größe des Blattes steht seine Dicke; die Dicke nimmt mit Abnahme der Fläche zu und umgekehrt. Bekannt ist dann, daß

... die innere Struktur der Blätter weitgehend vom Licht beeinflußt wird; für die Sonnenblätter ist die Ausbildung langgestreckter Palisadenzellen, für die Schattenblätter das Dominieren des Schwammparenchyms charakteristisch. Während sich manche Pflanzen durch den bestehenden Bau ihrer Blätter als ausgesprochene Licht- oder Schattenbewohner dokumentieren, sind andere zu weitgehenden Anpassungen befähigt (Fig. 90).

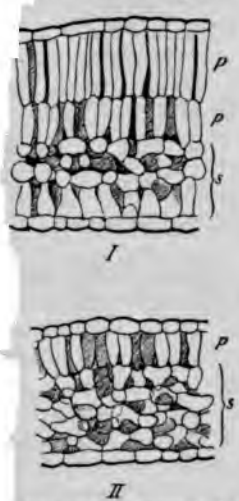


Fig. 90. Querschnitte ...ch Blätter einer Blut...ie nach NORDHAUSEN ...3, Taf. 4). *I* Lichtblatt. ...Schattenblatt.

Im Experiment können wir jede Knospe einer Pflanze zum Austreiben bringen; geben wir ihr genügend Licht, so erhalten wir einen normalen Sproß, anderenfalls einen etiolierten. In der Natur pflegen schwach beleuchtete Knospen aber nicht zu etiolieren, sondern sie treiben überhaupt nicht aus. Die Entwicklung erfolgt nur bei einer ganz bestimmten Lichtintensität, und diese ist bei verschiedenen Pflanzen recht verschieden. Wir verdanken WIESNER (1893—1900; Zusammenfassung 1902) genaue Messungen in dieser Richtung, die zu zahlreichen wichtigen Resultaten geführt haben; nur einige davon können wir an dieser Stelle anführen. WIESNER benutzte zur Messung der Lichtintensität die BUNSEN-ROSCOESche Methode, die freilich nur die stärker brechbaren Strahlen berücksichtigt; doch dürften gerade diese für die ...lanze in Betracht kommen (vgl. S. 378). WIESNER hat nun für eine ...nzahl von Pflanzen in verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes die Größe der Lichtintensität festgestellt, bei der sie gedeihen; er hat einmal diese Lichtintensität in dem Maßstab von BUNSEN-ROSCOE gemessen („absoluter Lichtgenuß"), und er hat sie zweitens bezogen auf die Gesamtintensität des einfallenden Lichtes („relativer Lichtgenuß"). Kann die Pflanze z. B. einerseits beim vollen Lichteinfall, andrerseits auch noch bei der auf $\frac{1}{10}$ reduzierten Lichtintensität gedeihen, so sagt WIESNER, ihr relativer Lichtgenuß liegt zwischen 1 und $\frac{1}{10}$.

Für Wien ergab sich nun folgendes:

	Relativer Lichtgenuß	Minimum des absoluten Lichtgenusses in BUNSEN-ROSCOEschen Werten
Buxus sempervirens	1 bis $\frac{1}{100}$	0,012
Buche (geschlossener Bestand)	1 „ $\frac{1}{80}$	0,015
„ freistehend	1 „ $\frac{1}{60}$	0,021
Quercus pedunculata	1 „ $\frac{1}{26}$	0,050
Betula verrucosa	1 „ $\frac{1}{9}$	0,144
Larix decidua	1 „ $\frac{1}{5}$	0,20

Ein und dieselbe Art braucht aber, je weiter sie nach Norden rückt, oder je höher sie über das Meeresniveau steigt, desto mehr Licht; ihr absoluter und ihr relativer Lichtgenuß steigt also mit der Abnahme der Temperatur. Das Minimum des relativen Lichtgenusses beträgt z. B. für Acer platanoides in Wien $\frac{1}{55}$, in Drontheim $\frac{1}{28}$, in Tromsoe $\frac{1}{5}$; das Minimum des absoluten Lichtgenusses ist für Betula nana in Christiania 0,338, in Tromsoe 0,386, in Spitzbergen 0,750.

Wiesner zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß: „Wie die Pflanze zu ihrem Gesamtgedeihen eine bestimmte Menge von Wärme braucht, so benötigt sie auch eine bestimmte Menge an Licht.“ Es ist aber nicht nachgewiesen, daß die Pflanze eine bestimmte Wärmemenge nötig hat, wir wissen nur, daß sie eine bestimmte Temperatur verlangt. Ohne diese findet nicht nur kein Gedeihen statt, sondern jedes Wachstum ist überhaupt unmöglich. Die Zweige der oben genannten Pflanzen können auch ganz ohne Licht wachsen, es ist eben das Licht nicht in dem Sinne absolut notwendige Lebensbedingung wie die Temperatur (vgl. S. 367).

Die bisher besprochenen formativen Lichtwirkungen beruhen auf Verschiebungen der normalen Korrelationen der Organe und äußern sich in einer Vergrößerung der einen, in der Verkleinerung anderer; bei Ausschluß allen Lichtes beim sog. Etiolement treten diese Erscheinungen am schärfsten hervor. Wenn man aber von etiolierten Pflanzen spricht, so denkt man auch noch an eine andere Veränderung den Normalpflanzen gegenüber, nämlich an eine Veränderung in der Farbe. Die etiolierten Pflanzen haben weiße Stengel und gelbe Blätter, denn der Chlorophyllfarbstoff kann sich im Dunkeln im allallgemeinen nicht ausbilden. Wir haben aber allen Grund, diese Farbenänderung vom eigentlichen „Etiolement“ zu trennen und unter Etiolement eben nur die „Ueberverlängerung“ bezw. „Verkürzung“ zu verstehen, denn wir kennen ein solches „Etiolement“ auch ohne gleichzeitigen Chlorophyllmangel. Wir werden später noch Faktoren außer der Dunkelheit kennen lernen, die zu einer Ueberverlängerung führen, ohne das Chlorophyll zu stören. Es gibt aber auch eine ganze Reihe von Pflanzen, bei denen die Chlorophyllbildung vom Licht unabhängig ist, und bei denen doch ein ausgesprochenes Etiolement im Dunkeln stattfindet (Schimper 1885). Das scheint bei sämtlichen Algen und Moosen der Fall zu sein, während sich die Pteridophyten verschieden verhalten; die Equisetaceen bilden wie die Phanerogamen kein Chlorophyll aus; die Filicineen dagegen ergrünen auch im Dunkeln. Von besonderem Interese sind dann die Gymnospermen. Während die erwachsenen Pflanzen hier durchweg im Dunkeln kein Chlorophyll produzieren können, sind die Keimpflanzen der Coniferen und von Ephedra dazu befähigt (Sachs 1862 u. 64, Burgerstein 1900).

In den Fällen, wo im Dunkeln nur die Ausbildung eines gelben Farbstoffes im Chloroplasten erfolgt, genügt bei nicht zu alten Blättern häufig eine kurze nachträgliche Beleuchtung, um das Ergrünen zu erzielen. Hat das Licht einige Zeit auf das etiolierte Blatt gewirkt, und bringt man die Pflanze wieder ins Dunkle zurück, noch ehe eine sichtbare Lichtwirkung eingetreten ist, so erfolgt das Ergrünen

dann durch Nachwirkung im Dunkeln. Auch genügt ei
geringe Lichtintensität zum Ergrünen, eine stärkere wirkt
haupt zerstörend auf den Chlorophyllfarbstoff ein.

Nicht alle Pflanzenfarbstoffe verhalten sich ebenso wie das
phyll. Sachs (1863) konnte von vielen Pflanzen im Dunkeln
gefärbte Blüten erzielen, so von Tulpe, Crocus, Kürbis u. a.; in
Fällen aber bilden sich die Blütenfarbstoffe nur am Lichte (A
1876). Ebenso hängt auch die Ausbildung des roten Farbsto

Fig. 91. Campanula rotundifolia. In schwacher Beleuchtung sind di
knospen *k* verkümmert; ein Seitentrieb *A* bringt Rundblätter hervor. Au
Organographie.

vielfach im Zellsaft gelöst auftritt, durchaus vom Licht ab (Overton). In allen diesen Beispielen handeltes sich um Lichtwirkungen, die zwar das Aussehen einer Pflanze recht bedeutend beeinflussen können, die aber doch vielleicht ziemlich einfache Vorgänge sind und bei genügendem Einblick in den chemischen Bau der betreffenden Farbstoffe wohl verständlich werden dürften. Dagegen stellen uns andere formative Lichtwirkungen größere Rätsel.

Es gibt nämlich eine ganze Anzahl von Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftsgruppen, die in der Jugend anders gestaltet sind als später. Bei vielen von diesen ist die Jugendform einer geringeren Lichtintensität angepaßt als die Folgeform. Bleibt die Lichtintensität niedrig, so wird die Folgeform ganz unterdrückt, fällt die Lichtintensität wieder, nachdem die Folgeform schon entstanden war, so kehrt die Pflanze zur Ausbildung der Jugendform zurück. Als Beispiele für dieses Verhalten seien hier genannt: die Alge Batrachospermum mit der Jugendform Chantransia (Goebel 1889), Moospflanze und Moosprotonema (Klebs 1893), die Langblätter und die Rundblätter von Campanula rotundifolia (Goebel 1896). Im Anschluß hieran können gewisse Cacteen (Opuntia, Phyllocactus) angeführt werden, deren Sprosse nur am Licht abgeflacht sind, während im Dunkeln „Rückschläge" zu der ursprünglichen, radiären Stammform ausgebildet werden (Goebel 1895, Voechting 1894).

Da die verschiedenen Organe einer Pflanze oft ganz verschiedene Ansprüche an die Lichtintensität machen, so kann bei nicht zusagender Beleuchtung die Entstehung oder die Entfaltung eines bestimmten Organs verhindert werden, oder es kann in andere Bahnen gedrängt werden, so daß es schließlich in ein ganz anders geartetes umgewandelt wird. Beispiele hierfür liefern schon die Pilze. Bei Pilobolus microsporus unterbleibt im Dunkeln die Anlage des Sporangiums, während die sterile Trägerzelle ihr Wachstum über das normale Maß hinaus fortsetzt; ein analoges Vorkommnis bei Coprinus wurde schon oben gestreift (man vgl. Gräntz, 1898). Von den höheren Pflanzen führen wir zunächst das Verhalten der Wurzeln an. Diese entstehen manchmal nur bei Verdunklung, und deshalb können an etiolierten Pflanzen Luftwurzeln auftreten, die an der Lichtpflanze fehlen, auch wenn diese in feuchter Luft kultiviert wird. Umgekehrt begünstigt das Licht die Entfaltung der Knospen, und so können (Wiesner, 1895, 685) bei den vorwiegend von oben beleuchteten Weidenzweigen die Knospen der Oberseite, an den aufrechten und mehr von unten beleuchteten Zweigen der Pappel dagegen vorzugsweise Knospen der Unterseite austreiben. Sehr auffällige Lichtwirkungen hat man an unterirdischen Sprossen beobachtet; die Ausläufer von Circaea bilden im Dunkeln Niederblätter, am Licht Laubblätter (Goebel 1880); die Ausläufer von Adoxa werden durch Beleuchtung zum Längenwachstum angeregt, während Verdunklung sofort zur Einstellung des Längenwachstums und zur Ausbildung von Knöllchen führt (Stahl 1884); auch die Entstehung von Kartoffelknollen ist an Dunkelheit gebunden und bei geeigneten Maßnahmen kann man so selbst an der Spitze der Laubtriebe Knollenbildung erzwingen (Voechting 1887). Vielleicht den interessantesten hierher gehörigen Fall aber hat Berthold (1882) beschrieben: durch schwache Beleuchtung gelang es ihm den Sproßscheitel mancher Algen (Callithamnion, Bryopsis) in einen Wurzelfaden umzubilden; bei Bryopsis können auch die Blattfiedern

durch Verdunklung in Wurzeln umgewandelt werden (Noll 1888 und 1900, Winkler 1900 a).

Auf die Abhängigkeit der Blütenbildung von der Lichtintensität kommen wir bei anderer Gelegenheit zurück, jetzt aber haben wir uns noch mit dem Einfluß der Lichtrichtung auf die Organbildung zu befassen. Einseitig einfallendes Licht, also ungleich intensive Beleuchtung verschiedener Stellen der Pflanze, führt oft zu bemerkenswerten formativen Erfolgen. Sehr häufig entscheidet nämlich bei polar differenzierten Pflanzen die Lichtrichtung was zur Basis, was zur Spitze oder was Wurzel und was Sproß werden soll. Bei Equisetum stellt sich (Stahl 1885) die erste Scheidewand in der keimenden Spore senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes, und sondert so eine im Schatten liegende Wurzelzelle von der beleuchteten Prothalliumzelle. Die gleiche Beobachtung hat Winkler (1900 b) an den keimenden Eiern von Cystosira barbata gemacht; er konnte auch die Zeit bestimmen, die für die Lichtwirkung nötig ist: eine dreistündige einseitige Beleuchtung war wirkungslos, eine vierstündige dagegen genügte, um nach vielen Stunden im Dunkeln eine Nachwirkung zu ergeben; ohne eine solche einseitige Beleuchtung findet jedoch, allerdings verspätet, auch eine Keimung und damit eine Trennung von Wurzel und Sproß statt. Aehnlich dürften sich wohl viele andere niedere Pflanzen verhalten, während bei anderen, und zumal bei den höheren, die Polarität unzweifelhaft unabhängig von äußeren Einflüssen entsteht.

Auch die Symmetrie des Pflanzenkörpers kann von der Lichtrichtung abhängen, indem derselbe allseitig beleuchtet radiär, einseitig beleuchtet dorsiventral wird. So stehen bei Antithamnion cruciatum in zerstreutem Licht die aufeinanderfolgenden Auszweigungen annähernd gekreuzt; bei einseitigem Lichteinfall dagegen stellen sie sich alle in eine Ebene, senkrecht zur herrschenden Lichtrichtung. Andere Objekte bilden sich immer dorsiventral aus, das Licht entscheidet nur, welche Seite zur Rücken-, welche zur Bauchseite wird. So treten an den Sprossen von Lepismium radicans, Hedera Helix die Wurzeln nur auf der Schattenseite auf; am Rhizom von Caulerpa bilden sich auf der Lichtseite die Blätter, auf der Gegenseite die Wurzeln, und an den Farnprothallien entstehen Wurzelhaare und Geschlechtsorgane, an dem Thallus der Marchantien die Wurzelhaare vorzugsweise auf der Schattenseite, das Assimilationsparenchym auf der Lichtseite. Auch bei höheren Pflanzen kann die Lichtrichtung die Dorsiventralität bestimmen: z. B. bei Thuja (Frank 1873) und bei Begonia (C. Rosenvinge 1889). In den meisten Fällen gelingt es dann durch Aenderung der Beleuchtungsrichtung die Dorsiventralität des neuen Zuwachses umzukehren: Farnprothallien z. B. können, bei Beleuchtung von unten her, zur Ausbildung der Geschlechtsorgane auf der Oberseite gezwungen werden; bei den Marchantien dagegen ist eine einmal induzierte Dorsiventralität sofort fixiert, und der Neuzuwachs richtet sich nicht mehr nach äußeren Faktoren, sondern nach dem fertigen Teil, dessen weiteren Aufbau er fortsetzt.

Begnügen wir uns mit diesen Beispielen, und fragen wir zum Schluß noch nach der Bedeutung der Qualität des Lichtes, oder nach der Farbe, nach der Wellenlänge der Strahlen. Da ergibt sich die sehr auffallende Tatsache, daß in allen Wachstums- und Gestaltungsprozessen die stärker brechbaren Strahlen die wirksamen sind. In vielen Fällen hat man konstatieren können, daß die schwächer brech-

baren, denen bei der CO_2-assimilation der Löwenanteil zufällt, morphogenetisch wie Dunkelheit wirken. Man sieht also, wie wenig die Aufhebung der CO_2-assimilation mit dem Etiolement zu tun hat, denn grüne Pflanzen etiolieren trotz stattfindender Assimilation im roten Licht. Die Bildung des Chlorophylls geht bei Licht von allen Wellenlängen gleich gut vor sich (Reinke 1893).

Eine Zeitlang glaubte man, das ultraviolette Licht habe ganz besonderen Einfluß auf die Ausgestaltung der Pflanze. Die betreffenden, von Sachs (1887) herrührenden Angaben haben sich aber nicht bestätigen lassen (vgl. S. 445, Anm.). Auch die Wirkung von Röntgenstrahlen und noch moderneren Strahlen ist schon studiert worden, ohne indes zu physiologisch interessanten Resultaten zu führen.

Literatur zu Vorlesung 24.

Askenasy. 1876. Botan. Ztg. **34**, 1.
Berthold. 1882. Jahrb. wiss. Bot. **13**, 569.
Bonnier. 1895. Revue gén. d. bot. **7**, 241.
Borodin. 1868. Bull. Acad. Pétersbourg **13**, 432.
Brenner. 1900. Flora **87**, 23.
Brefeld. 1877. Botan. Untersuchungen üb. Schimmelpilze **3**, 93.
Brown and Escombe. 1895. Proceed. R. Society **62**, 160.
Burgerstein.. 1900. Ber. D. bot. Ges. **18**, 168.
Darwin. 1896. Journ. R. Horticult Soc. **19** (Bot. Ztg. 1896).
Dyer, Th. 1899. Proc. Roy. Soc. **65**, 362.
Frank. 1873. Jahrb. wiss. Bot. **9**, 147.
Goebel. 1880. Bot. Ztg. **38**, 794.
— 1889. Flora **72**, 1.
— 1895. Flora **80**, 96.
— 1896. Flora **82**, 1.
Godlewski. 1889. Biolog. Centralbl. **9**, 481.
Gräntz. 1898. Einfl. d. Lichtes auf die Entw. einiger Pilze. Diss. Leipzig.
Heald. 1898. Botan. Gazette **26**, 25.
Heinricher. 1899. Ber. d. bot. Ges. **17**, 308.
Hilbrig. 1900. Einfl. supramax. Temp. auf d. Wachstum. Diss. Leipzig.
Jost. 1895. Jahrb. wiss. Bot. **27**, 403.
Klebs. 1893. Biol. Centralbl. **13**, 641.
Kny. 1902. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 421.
Köppen. 1870. Wärme u. Pflanzenwachstum. Diss. Moskau.
Leitgeb. 1876. Sitzungsber. Wiener Akad. **74**.
— 1886. Mitt. a. d. bot. Instit. Graz **1**. 123.
Moebius. 1895. Biol. Centralbl. **15**, 1.
Molisch. 1897. Unters. üb. das Erfrieren d. Pflanzen. Jena.
Müller-Thurgau. 1886. Landw. Jahrb. **15**, 453.
Noll. 1888. Arbeiten Würzburg **3**, 466.
— 1900. Ber. bot. Ges. **18**, 444.
Nordhausen. 1903. Ber. bot. Ges. **21**, 30.
Overton. 1899. Jahrb. wiss. Bot. **33**, 171.
Palladin. 1890. Ber. D. bot. Ges. **8**, 364.
Popovici. 1900. Botan. Centralbl. **81**, 33.
Prantl. 1873. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 371.
Raciborski. 1900. Bull. Inst. de Buitenzorg No. 6.
Reinke. 1876. Botan. Ztg. **34**, 143.
— 1893. Sitzungsber. Berliner Akad. 527.
Rosenvinge. 1889. Revue gén. de bot. **1**, 153.
Sachs. 1862 u. 64. Flora **45**, 186; **47**, 505.
— 1863. Botan. Ztg., Beilage.
— 1864. Flora **47**, 8.
— 1872. Arb. bot. Instit. Würzburg **1**, 99.
— 1887. Arb. bot. Instit. Würzburg **3**, 371.
Schimper. 1885. Jahrb. wiss. Bot. **16**, 1.
Stahl. 1883. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. **16**.
— 1884. Ber. D. bot. Ges. **2**, 389.

Stahl. 1885. Ber. D. bot. Ges. 3, 334.
Stamekoff. 1897. Flora 83, 135.
Strehl. 1874. Längenwachstum d. Wurzel u. des hypocotylen Gliedes (Diss. Leipzig).
Vöchting. 1878. Organbildung im Pflanzenreich 1. Bonn.
— 1887. Bibliotheca botanica, Heft 4.
— 1894. Jahrb. wiss. Bot. 26, 438.
— 1902. Bot. Ztg. 60, 87.
Wiesner. 1873. Sitzungsber. Wien. Akad., Math.-nat. Kl. 67, I, 9.
— 1891. Ber. D. bot. Ges. 9, 46.
— 1894. Sitzungsber. Wien. Akad., Math.-nat. Kl. 103, 401.
— 1893, 1895, 1900. Photometr. Untersuch. auf pflanzenphys. Gebiete. Sitzungsber. Wien. Akad., Math.-nat. Kl. 102 (1893), 104 (1895), 109 (1900).
— 1902. Biologie d. Pflanzen. Wien.
Winkler. 1900 a. Jahrb. wiss. Bot. 35, 449.
— 1900 b. Ber. D. bot. Ges. 18, 297.

Vorlesung 25.

Aeußere Ursachen des Wachstums und der Gestaltung II.

Neben der Wärme und dem Licht ist die Schwerkraft als ein Faktor zu nennen, der vielfach Wachstum und Gestalt der Pflanze beeinflußt. Zunächst wollen wir durch einige Beispiele illustrieren, wie die Gewichtswirkungen des ganzen Pflanzenkörpers und seiner Teile entweder unschädlich oder gar dem Leben dienstbar gemacht sind. Ein großes Gewicht, zumal ein großes spezifisches Gewicht, ist der Verbreitung der Samen durch die in der Natur gegebenen rein mechanischen Mittel hinderlich; so sehen wir denn bei vielen Samen Schwimm- oder Flugvorrichtungen der mannigfaltigsten Art ausgebildet. Bei Wasserpflanzen finden wir auch an den Vegetationsorganen Schwimmvorrichtungen; das Wasser übernimmt die Last der Pflanzenorgane, die die Landpflanzen selbst zu tragen haben. Die Landpflanzen haben dementsprechend auch spezifisch mechanische Gewebe ausgebildet, die bei den Wasserpflanzen zurücktreten. Eine besondere Stellung nehmen dann wieder die Schling- und Kletterpflanzen ein, die durch eigenartige Einrichtungen (Vorl. 35 und 38) dazu befähigt sind, Stützen aller Art zu benutzen, und die dadurch der Ausbildung eines eigenen Skelettes mehr oder weniger überhoben sind.

Das alles sind Eigentümlichkeiten der Pflanze, die wir als gegeben hinnehmen müssen, und die nicht die direkte Folge der Schwerkraftwirkung auf das einzelne Individuum sind. Wichtiger sind für uns die dem Experiment zugänglichen Wirkungen der Schwerkraft. Auch bei ihnen handelt es sich vielfach um die Wirkung des Gewichtes ganzer Organe, also um Zug oder Druck, und in diesem Fall ist die Schwerkraft ohne weiteres durch andere ziehende oder drückende Kräfte ersetzbar. Andrerseits übt aber die Schwerkraft noch eine spezifische Wirkung aus, die sich, auch wenn das Gewicht des ganzen Organs z. B. durch eine Stütze oder durch Eintauchen in Wasser eliminiert ist, in den einzelnen Zellen oder Zellteilen geltend macht. Mit dieser spezifischen Schwerewirkung werden wir beginnen; die Wirkungen von Zug und Druck behalten wir uns

für später vor. Die spezifische Schwerewirkung äußert sich vor allen Dingen in der Richtung, welche die Pflanzenorgane im Raum einnehmen, und in die sie zurückkehren, wenn sie eine Verschiebung erfahren haben. Diese Bewegungen werden freilich durch Gestaltsveränderungen ausgeführt, wir behandeln sie aber erst in anderem Zusammenhang (Vorl. 34 und 35). Es mag aber gleich hier bemerkt sein, daß sowohl bei diesen Bewegungen als auch bei den hier zu besprechenden Wachstums- und Gestaltungserfolgen, die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzt werden kann. Daraus wird man schließen dürfen, daß es die „Massenbeschleunigung" ist, die direkt oder indirekt auf die Pflanzen einwirkt.

Der Umstand, daß wir die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen können, erlaubt uns die Frage nach dem Einflusse der Intensität der Beschleunigung aufzuwerfen. Die Versuche von Elfving (1880) und Schwarz (1881) haben gezeigt, daß das Wachstum durch Verstärkung wie durch Abschwächung der Massenbeschleunigung nicht verändert wird. Erst bei sehr hohen Schleuderkräften (Mottier 1899), die Störungen in der Anordnung des Zellinhaltes bedingen, sind auch Störungen im Wachstum zu erwarten.

In der Natur spielt die Frage nach der Intensität der Massenbeschleunigung schon aus dem Grunde keine Rolle, weil die Intensitätsdifferenzen der Schwerkraft auf der Erde zu geringe sind. Von um so größerer Bedeutung ist aber die Richtung, in der die Schwerkraft die Pflanze trifft. Denn sehr häufig hängt die Symmetrie eines Pflanzenteiles davon ab, in welcher Lage er sich zur Schwerkraft befindet; er ist radiär, wenn seine Längsachse mit der Schwerkraftrichtung zusammenfällt, dagegen dorsiventral, wenn das nicht zutrifft. Die Dorsiventralität äußert sich in der Verteilung und in der Ausgestaltung der Seitenglieder; am dorsiventralen Stamm sind die Zweige und die Blätter entweder überhaupt nur auf der Oberseite ausgebildet, oder es unterscheiden sich, bei allseitiger Ausbildung, die Organe der Oberseite durch ihre Größe von denen der Unterseite (Anisophyllie). Die Wurzeln pflegen an dorsiventralen Organen nur auf der Unterseite zu erscheinen. Dabei kann sich die Dorsiventralität entweder schon am Vegetationspunkt, also bei der Anlage der Organe, oder erst später bei ihrer Entfaltung geltend machen. Namentlich der letztere Fall ist sehr verbreitet und läßt sich besonders gut an Stecklingen, z. B. denen der Weide, demonstrieren (Voechting 1878). Wird ein solcher Steckling im feuchten Raum in normaler Orientierung aufgehängt, so bildet er an seiner Spitze radiär angeordnete Seitensprosse, an der Basis eben solche Wurzeln; ein mittlerer Teil bleibt frei von Auszweigungen. Wird der Steckling horizontal gelegt, so treten die Auszweigungen an den beiden äußersten Punkten in gleicher Weise wie bisher auf; es kommen aber auf der Oberseite, von der Spitze aus basalwärts schreitend, noch eine Anzahl von Seitenzweigen und auf der Unterseite eine Anzahl von Wurzeln hinzu; der Zweig ist also dorsiventral geworden. Wird endlich der Steckling invers aufgehängt, so daß er also seine Spitze nach unten, seine Basis nach oben kehrt, so sieht man wiederum die größten Wurzeln an der Basis, die größten Sprosse an der Spitze, aber beiderlei Bildungen schreiten weiter nach dem anderen Pol vor als bei Normalstellung. Es ist also ein deutlicher Einfluß der Schwerkraft auch in diesem Fall zu bemerken, aber es gelingt der Schwerkraft nicht, die

existierende Polarität umzuändern. Das gleiche zeigt sich auch an gewissen Kulturrassen mancher Bäume, den sog. Trauerbäumen. Die hängenden Zweige derselben fahren trotz ihrer inversen Stellung fort, an der Spitze Seitenzweige zu bilden (Voechting 1878).

Es ist bisher auch noch kein Fall bekannt geworden, wo die Schwerkraft analog wie das Licht, z. B. bei Equisetum, die Polarität am Vegetationspunkt oder in der Eizelle induziert hätte; es erscheint aber nicht ausgeschlossen, daß derartige Erfahrungen noch gemacht werden. — Die angeführten Beispiele könnten noch beträchtlich vermehrt werden, doch ist im ganzen der morphogene Einfluß der Schwerkraft, der seiner Zeit von Hofmeister sehr überschätzt wurde, recht gering. Die Schwerkraft hat für die Gestalt der Pflanze bei weitem nicht die Bedeutung, wie das Licht.

Das Längenwachstum dagegen wird allgemein in nennenswerter Weise von der Schwerkraft beeinflußt. So steht fest, daß Phycomyces und Chara (Elfving 1880, Richter 1894) in inverser Stellung entschieden langsamer wachsen als in Normalstellung, und ein ähnliches Verhalten ist auch bei anderen Objekten zu erwarten. Wenn Sprosse und Wurzeln zur Schwerkraftrichtung schief orientiert sind, so wachsen ihre Oberseite und Unterseite verschieden schnell, und es kommt zu den Krümmungen, die wir später (Vorl. 34) betrachten wollen.

Auch das Dickenwachstum der Bäume vollzieht sich unter dem Einfluß der Schwerkraft nicht gleichmäßig. An allen geneigten Zweigen wächst die Oberseite anders in die Dicke als die Unterseite. Bei den Coniferen, jedoch auch bei Aesculus, findet man die Unterseite im Dickenwachstum gefördert, bei den Dicotylen umgekehrt, wenigstens anfangs, die Oberseite (Wiesner 1895. 96). Ausführliche Untersuchungen liegen über die Coniferen vor. Hartig (1901) zeigte, daß die stärkere Verdickung der Unterseite auch am Hauptstamm erzielt werden kann, wenn dieser horizontal liegt, und daß sie auch dann auftritt, wenn der Stamm genügend unterstützt wird, so daß die Gewichtswirkung auf die Unterseite ausgeschlossen ist, der Erfolg also nur der direkten Schwerkraftwirkung zugeschrieben werden kann. Uebrigens zeichnet sich die Unterseite nicht nur durch stärkeres Dickenwachstum, sondern auch durch eine besondere Struktur des erzeugten Holzes („Rotholz") aus; auch sie wird von Hartig als direkte Schwerwirkung aufgefaßt.

Hartig sucht aber weiterhin nachzuweisen, daß stärkeres Dickenwachstum und Rotholzbildung auch durch Längsdruck im Cambium entsteht, der ja durch die Wirkung des eigenen Gewichtes bei horizontal liegenden Zweigen im allgemeinen eintreten muß. Ebenso soll das schwächere Dickenwachstum und die eigentümliche Struktur des Holzes auf der Oberseite durch den Längszug bedingt sein, dem das Cambium ausgesetzt ist. Ein exakter Beweis für diese Anschauung ist zwar von Hartig nicht gegeben worden, aber niemand wird verkennen, daß dieselbe recht wahrscheinlich sei. Tatsächlich ist eine Beeinflussung des Wachstums durch Zug und Druck vielfach beobachtet.

Ein Druck auf die wachsende Zelle muß das Wachstum hemmen und kann schließlich sogar zu seiner völligen Sistierung führen. Die am Wachstum gehinderten Zellen üben dann ihrerseits auf ihre Umgebung einen Druck aus, der oft zu recht bedeutenden mechanischen Leistungen

führt. Wie Pfeffer (1893) zeigte, kommt dieser Außendruck dadurch zustande, daß die Zellwand durch Flächenwachstum entspannt und der ganze osmotische Druck gegen die äußere Widerlage gelenkt wird; in Einzelfällen konnte sogar eine Steigerung des osmotischen Drucks unter solchen Umständen wahrgenommen werden. Vielfach kann die Pflanze durch solche Druckwirkungen eine Beseitigung des äußeren Widerstandes erzielen; die Wurzel kann z. B. Felsen sprengen.

Umgekehrt wie ein Druck muß ein Zug auf die Zelle wirken. Man wird also eine Wachstumssteigernng in der Richtung des Zuges erwarten, und eine solche ist in der Tat leicht nachzuweisen, wenn man z. B. einen Stengel durch Gewichte dehnt. Der Zug hat aber bei Beginn seiner Wirkung noch einen Einfluß ganz anderer Art; er wirkt als Reiz und führt zu einer Wachstumsretardation, auf die erst später die eben besprochene Beschleunigung folgt (Hegler 1893).

Bei der Teilung der Zellen lassen die neuauftretenden Wände vielfach Beziehungen zu den einwirkenden Zug- und Druckkräften erkennen; die Scheidewände stellen sich, wenn sie nicht durch andere Momente daran gehindert werden, in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges (Kny 1901). Eine weitere Reizwirkung des Zuges macht sich in der inneren Ausbildung der Gewebe geltend; in der Natur an reifenden Früchten, im Experiment, auch an anderen Organen, nimmt mit zunehmender Belastung die Quantität eventuell auch die Qualität der mechanischen Elemente zu. Damit sind wir dann schon zu morphogenen Erfolgen mechanischer Einflüsse gelangt, die auch anderwärts vielfach beobachtet sind. So wird z. B. durch Krümmung der Wurzel das Austreiben von Seitenwurzeln auf der Konkavseite verhindert; nur auf der konvexen, also auf der gedehnten Seite treten sie auf (Fig. 92, Noll 1900). — Besonders häufig aber sehen wir Reizerfolge nach Druckwirkungen, die nahe beieinander gelegene Punkte eines Organs mit verschiedener Intensität treffen. Solche „Kontaktreizbarkeit" ist z. B. für die Wurzelhaare festgestellt: sie erfahren im Kontakt mit Bodenbestandteilen eine Wachstumshemmung und schmiegen sich den Unebenheiten des Kontaktkörpers auf das Vollkommenste an. Eigenartige Kontakterfolge sind ferner bei den Ranken von Ampelopsisarten bekannt geworden, die durch Berührung ihrer Spitze mit einem festen Körper zur Ausbildung besonderer Haftscheiben veranlaßt werden (Lengerken 1885).

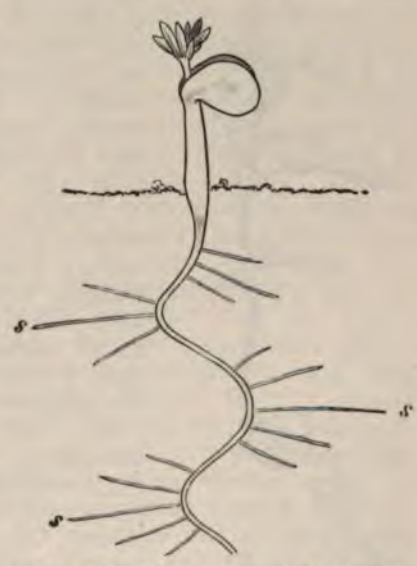


Fig. 92. Junge Lupine mit bogig gewachsener Hauptwurzel. Die Seitenwurzeln sind ausschließlich auf den Konvexseiten entwickelt. Nach Noll. Aus „Bonner Lehrbuch".

Mucor stolonifer schließlich macht Stolonen, die, wenn ihre Spitze mit dem Substrat in Berührung kommt, sich mit einigen Rhizoiden festklammern und dann zur Bildung von Sporangienträgern übergehen (Wortmann 1881).

Die angeführten Beispiele von Beeinflussung des Wachstums durch Zug und Druck mögen genügen, und wir wollen uns nun zu anderen Einflüssen der Außenwelt wenden, die bald chemisch, bald physikalisch wirksam sind. Da jedes Wachstum an das Vorhandensein von Nährstoffen gebunden ist, so sind sämtliche früher behandelten unentbehrlichen Nährstoffe als Wachstumsbedingungen zu bezeichnen, und jeder derselben muß zum mindesten in einer bestimmten kleinsten Menge gegeben sein, damit Wachstum überhaupt eintritt. Ein Ueberfluß der anderen nutzt aber der Pflanze nichts, wenn einer in zu geringer Quantität vorhanden ist. Es erfolgt dann Wachstum im Hungerzustand, und dieses führt zumeist zu einer Verkleinerung der ganzen Pflanze. So beschreibt Heinricher (1896) Pflanzen von Sinapis nigra, die bei Dichtsaat auf schlechtem Boden nur eine Höhe von 18 mm erreichten, dabei aber eine Blüte und aus dieser sogar ein Schötchen produzierten. Aehnliche Kümmerlinge erzielte Lüpke (1888) in kalifreien Kulturen, und auch Figur 93 stellt einen solchen vor. Die geringe Größe, die demnach manche Pflanzen bei Nährstoffmangel annehmen, kann als eine Anpassungserscheinung betrachtet werden, da es so dem Organismus ermöglicht wird, seine Entwicklung abzuschließen, während bei Verwendung der Nährstoffe zu Organen normaler Größe vielleicht nur ein einziges Blatt gebildet werden könnte, womit dann die Entwicklung zum Stillstand gelangt wäre. Die Verkleinerung aller Teile, oder die harmonische Verkleinerung, wie man mit Recht die Erscheinung genannt hat, ist aber nicht die einzige Reaktion der Pflanze auf Nährstoffmangel, vielmehr tritt in besonderen Fällen auch unharmonisches Wachstum ein. Man findet namentlich bei Stickstoffmangel eine Ueberverlängerung von Wurzeln, Wurzelhaaren, Internodien (Noll 1901, Benecke 1903). Man kann dieselbe als „Etiolement" bezeichnen, und in ihrer biologischen Bedeutung schließt sie sich offenbar an das Lichtetiolement eng an. Mit der Zunahme der einzelnen Nährstoffe tritt dann schließlich für jeden bei einer gewissen Menge das Optimum seiner Wirkung ein, und nach Ueberschreitung desselben beginnen, entweder durch osmotische oder durch chemische Wirkung, Schädigungen einzutreten, die schließlich oberhalb eines gewissen Maximums zum Tod führen.

Fig. 93. Rosenkeimling, der im botanischen Garten in Straßburg, nach Ausbildung weniger Blätter, im ersten Jahr zur Blütenbildung schritt. Nat. Gr.

Eine besondere Rolle unter den Stoffen, die den meisten Pflanzen unentbehrlich sind, spielt der Sauerstoff. Er ist ja kein „Nährstoff" im gewöhnlichen Sinne des Wortes, denn er steht nicht mit dem aufbauenden, sondern mit

dem destruktiven Stoffwechsel, mit der Atmung, in Beziehung. Das Wachstum wird durch die Konzentration des gebotenen Sauerstoffes in sehr erheblicher Weise beeinflußt. Auch wenn dafür gesorgt wird, daß der Luftdruck im ganzen unverändert bleibt, so pflegt auf eine Abnahme des Sauerstoffes eine Wachstumsbeschleunigung einzutreten; der normale Sauerstoffgehalt der Luft kann demnach für das Wachstum als supraoptimal bezeichnet werden. In manchen Fällen ist aber auch bei Zunahme der Partiärpressung des Sauerstoffes eine Vergrößerung der Wachstumsgeschwindigkeit wahrgenommen worden, so daß anscheinend zwei optimale Konzentrationen existieren. Dies hängt vielleicht z. T. mit indirekten Folgen der Versuchsbedingungen zusammen. Unter allen Umständen kann man aber den Sauerstoffgehalt der Luft so steigern und so verringern, daß er wachstumshemmend oder schließlich tödlich wird (Maximum und Minimum des Sauerstoffgehaltes). Nach dem, was wir früher schon vom Sauerstoffbedürfnis verschiedener Pflanzen gehört haben, sind die spezifischen Differenzen im Minimum und Maximum des Sauerstoffes ohne weiteres begreiflich. Eine Konzentration, die für eine gewöhnliche „aerophile" Pflanze subminimal ist, kann für eine „aerophobe", für einen Anaerobionten, schon supramaximal sein. Unter den Uebergängen zwischen diesen beiden Extremen beanspruchen besonders solche Formen wie die Schwefelbakterien unser Interesse, weil sie ein sehr niedriges Sauerstoffoptimum haben, obwohl der Sauerstoff ihnen ganz unentbehrlich ist. Während bei den typischen Anaerobionten eine sehr geringe Partiärpressung des Sauerstoffes Bedingung für das Wachstum ist, können die echten Aerobionten unter Umständen, die zur intramolekularen Atmung führen, Wachstum im allgemeinen nicht mehr ausführen (Wieler 1883 u. 1901), oder es kommt höchstens noch zu einer recht geringfügigen Verlängerung (Nabokich 1901/2).

Wie bemerkt, wirken viele der Pflanze unentbehrliche Stoffe bei einer bestimmten Konzentration schädlich, und wenn die Schädigung auf eine chemische Wirkung zurückzuführen ist, dann kann man diese Stoffe „Gifte" nennen. Viele pflanzliche Stoffwechselprodukte sind für den Organismus, der sie erzeugt, namentlich aber auch für andere Organismen giftig. Gegen die eigenen Stoffwechselprodukte pflegen die Pflanzen im allgemeinen verhältnismäßig resistent zu sein, aber sie ertragen sie doch nur in einer gewissen Menge. So tritt mit der Zunahme z. B. des Alkohols oder der Säuren bei manchen Gärungen schließlich eine Entwicklungshemmung ein, und auch die in höheren Pflanzen auftretenden Produkte können schädlich wirken, wenn sie nicht, wie z. B. die Kohlensäure, wieder verarbeitet werden, oder wie die Oxalsäure durch Bindung an Calcium unlöslich und so unschädlich gemacht werden. Aber auch Körper, die in der Pflanze niemals vorkommen, und denen sie wohl in der Natur gar nicht zu begegnen pflegt, sind oft sehr heftige Gifte, d. h. sie wirken schon in größter Verdünnung wachstumshemmend. Eine Aufzählung dieser Gifte ist hier nicht geboten. Wir haben nur zu bemerken, daß viele Stoffe für Tiere und Pflanzen gleich giftig sind, während andere selbst auf nahverwandte Organismen ganz verschieden wirken. Das erklärt sich vielleicht zum Teil dadurch, daß das Protoplasma nicht überall identisch zusammengesetzt ist, vor allem aber dadurch, daß bezüglich des Eindringens der Gifte in das Protoplasma auffallende Differenzen bestehen. So hat Pulst (1902) zeigen können, daß Kupfervitriol, das

im allgemeinen, wie die meisten Salze von Schwermetallen, ein heftiges Gift ist, auf Penicillium wohl nur deshalb keinen Einfluß hat, weil es von diesem Pilz nicht aufgenommen wird. Ganz unverständlich ist uns aber, daß Zucker und Pepton, die für die Mehrzahl der Pflanzen vorzügliche Nährstoffe und nichts weniger als giftig sind, bei den Nitrobakterien (vgl. S. 278) so heftige Giftwirkungen verursachen.

Von ganz besonderem Interesse aber bleibt die Tatsache, auf die auch schon früher aufmerksam gemacht werden mußte, daß manche Gifte in schwacher Konzentration nicht nur keine schädigende Wirkung haben, sondern durch Steigerung der Atmung und der Stoffwechseltätigkeit den Organismus fördern.

Chemische „Reizung" treffen wir dann ferner auch bei vielen Stoffen, die keine Gifte sind, und die Nährstoffe sein können, aber nicht zu sein brauchen. Jedenfalls hängt dann ihre Wirkung nicht mit ihrem Nährwert zusammen. Dahin gehört z. B. der wachstumsauslösende Erfolg, wie er teils bekannten, teils auch unbekannten Stoffen, insbesondere bei der Keimung von Sporen und Pollenkörnern sowie auch von Samen, zukommt. Im folgenden einige Beispiele: Die Pollenkörner von Mussendaeaarten keimen nach den Beobachtungen von Burck (1900) in destilliertem Wasser nur dann, wenn demselben ein Stückchen der Narbe beigelegt wird. Wahrscheinlich enthält die Narbe Laevulose, denn von allen geprüften Stoffen, insbesondere unter den Zuckerarten war sie die einzige, die wirkte, wenn auch nur ganz minimale Spuren geboten wurden. Wenn es sich hierbei um den Gewinn eines zum Wachstum nötigen Stoffes handelte, dann wäre schwer verständlich, warum nicht Dextrose denselben Dienst leisten sollte. Wenn die Wirkung der Laevulose aber bloß in einem Wachstumsreiz besteht, dann ist die große Spezialisierung begreiflich. Auch zeigen nahverwandte Spezies oft sehr bedeutende Unterschiede; der Pollen von Pavetta javanica keimt nur in dem Extrakt seiner eigenen Narbe oder dem von Pavetta fulgens, nicht aber in dem anderer Arten. — Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß nach de Bary (1884) die Sporen von Completoria, Protomyces, Synchytrium meist nur auf ihren Wirtpflanzen zur Keimung gebracht werden, und daß Orobanche und Lathraea nur in der Nähe der passenden Nährwurzel ihre Entwicklung beginnen. Es kann nicht bezweifelt werden, daß auch in diesen Fällen der Wachstumsreiz von bestimmten chemischen Substanzen ausgeht, die von den Nährpflanzen herausdiffundieren; doch sind diese noch nirgends isoliert worden.

Daß schließlich chemische Reize auch gestaltend wirken können, das bedarf keiner Exempel mehr, da schon bei früherer Gelegenheit (S. 301) am Verhalten von Basidiobolus solche vorgeführt worden sind. Auch wird späterhin noch von morphogenen Erfolgen chemischer Reize zu reden sein (Gallen, S. 390).

Wenn wir dem Wasser zum Schlusse unserer Betrachtung über stoffliche Einflüsse eine besondere Besprechung widmen, so geschieht das darum, weil es neben chemischen zweifellos in erster Linie physikalische Wirkungen ausübt, indem es den Quellungs- und Turgeszenzzustand der Pflanze und damit ihre Elastizitäts- und Druckverhältnisse beeinflußt. Nach Entziehung des Wassers hört jede Lebenstätigkeit, also auch das Wachstum, völlig auf. Gewisse Pflanzen aber konservieren im eingetrockneten Zustand ihre Lebensfähigkeit. Viele Moose, Flechten und selbst manche Selaginellen können den

Zustand der Lufttrockenheit ohne dauernde Schädigung ertragen, d. h. nach erneuter Wasseraufnahme setzen sie ihr Wachstum fort; die Mehrzahl der vegetativen Zustände der Pflanzen aber ist nach einem einmaligen Austrocknen tot. In weiter Verbreitung findet sich die Austrocknungsfähigkeit unter den Ruhe- und Dauerzuständen der Pflanzen, also unter den „Sporen" und Samen vor; bei manchen niederen Pflanzen wird sogar nicht selten die Bildung derartiger Organe direkt durch Wasserverlust veranlaßt. Diese Dauerzustände können dann vielfach einen noch höheren Grad von Trockenheit ertragen, als die einfache Lufttrockenheit; manche Samen können, ohne getötet zu werden, den Wasserverlust überstehen, den eine Erhitzung auf 100—110 ° C mit sich bringt, während manche Moose schon durch die Austrocknung im Exsiccator ihr Leben verlieren. Wie überall, so sehen wir aber auch hier bei Pflanzen, die unter besonderen Lebensbedingungen wachsen, besondere Eigentümlichkeiten entwickelt. Pflanzen, deren Samen normalerweise nie austrocknen, besitzen vielfach auch die Austrocknungsfähigkeit nicht.

Lange vor Erreichung der Lufttrockenheit tritt die Vernichtung des Turgors ein, die sich äußerlich am „Welken" der Pflanzenteile kenntlich macht. Die Fähigkeit, das „Welken" zu ertragen, ist wieder spezifisch verschieden. Einzelne Sukkulenten können selbst Wasserverluste bis zu 90 Proz. ohne dauernde Schädigung überstehen, andere Pflanzen können nur etwa der Hälfte ihres Wassers beraubt werden. Nach Aufhebung der Turgeszenz hört aber das Wachstum überall auf. Der Wasserverlust kann nun entweder durch Transpiration bei ungenügendem Wasserzufluß, aber auch durch osmotische Mittel, durch Anwendung solcher Salzlösungen, die keinen chemischen Einfluß haben, bewirkt werden. Der Erfolg ist in beiden Fällen nicht identisch, und das ist schon aus dem Grunde begreiflich, weil bei osmotischer Wasserentziehung vielfach, wie früher besprochen wurde, durch Eindringen des Salzes oder durch Neuschaffung von osmotisch wirkenden Stoffen eine Reaktion erfolgt, die an einer welken Pflanze nicht möglich ist. Auch wird eine welke Pflanze schwer in dem bestimmten Wassergehalt zu erhalten sein, sie wird entweder neues Wasser aufnehmen und sich erholen, oder sie wird noch mehr abgeben und zugrunde gehen. Dagegen kann man manche Pflanzen sehr lange in plasmolysiertem Zustande erhalten, Algen z. B. viele Wochen lang, ohne daß sie absterben; ein Wachstum aber ist nicht an ihnen zu bemerken, nur zur Neubildung von Membran kommt es. Schließlich wird wohl jede plasmolysierte Zelle zugrunde gehen. Eine Schädigung bringt aber schon jeder Wechsel der Konzentration, des osmotischen Druckes im Außenmedium, hervor, und die Schwankungen desselben, wie sie z. B. an der Mündung der Flüsse ins Meer, im Zusammenhang mit Ebbe und Flut, beobachtet werden, können nur wenige Algen ertragen (Oltmanns 1891).

Nach diesen Ausführungen ist es selbstverständlich, daß die Wachstumsgeschwindigkeit und auch die endliche Größe eines jeden Organismus vom Wassergehalt abhängt, und dieser wird durch das Verhältnis von Aufnahme aus dem Boden zur Abgabe an die Luft reguliert. Neben vielen anderen Faktoren spielt also der Wassergehalt der Luft, sowie der Wasser- und Salzgehalt des Bodens eine Hauptrolle. Minimum, Maximum und Optimum sind aber auch hier für die verschiedenen Pflanzentypen höchst verschieden, ja selbst für

die einzelnen Organe einer bestimmten Pflanze können sie ganz different ausfallen. Interessant sind z. B. die Untersuchungen von Tucker und Seelhorst (1898) über den Einfluß des Wassergehaltes auf das Verhältnis zwischen Wurzeln und oberirdischen Organen des Hafers. Ein geringer Wassergehalt des Bodens spornt die Wurzel zu lebhaftem Wachstum an; sie kann aber trotz ihrer großen Oberfläche den oberirdischen Teilen nicht genug Wasser liefern, und deshalb bleiben diese klein, das Verhältnis zwischen Wurzel und Gesamternte ist 1 : 7,4, während es bei hohem Wassergehalt des Bodens auf 1 : 16,16 steigt. Im letzteren Fall bleibt die Wurzel klein, ihr Optimum ist schon überschritten. Es herrschen also zwischen Wurzel und Sproß zweckmäßige Korrelationen.

Es wäre nun noch auf die gestaltbedingenden Einflüsse von feuchter und trockener Luft hinzuweisen. Da wir in eine detaillierte Behandlung dieser Frage nicht eintreten können, weil der vorliegende Beobachtungsstoff ein zu reicher ist, so soll nur ein ganz allgemeines Resultat der Untersuchungen erwähnt sein. Es hat sich ergeben, daß Hemmung und Steigerung der Transpiration sehr häufig in der Weise wirken, daß sie ihr eigenes Regulativ erzeugen; der Bau der Pflanze weist in trockner Luft Einrichtungen zur Transpirationshemmung, in feuchter Luft zur Transpirationsförderung auf. Die Variabilität der Pflanze, auch der höheren Pflanze, ist, das haben die Studien auf diesem Gebiete ergeben, eine sehr viel größere als man noch vor 20 Jahren glaubte. Sie äußert sich sowohl in der äußeren Form, wie im anatomischen Bau. Die in feuchter Atmosphäre gewachsenen Individuen haben längere Internodien, längere Blattstiele und größere, aber auch dünnere Blattspreiten. In den Versuchen von Kohl (1886) wurden schwach transpirierende Blätter von Tropaeolum fünfmal so groß als die in trockener Luft und in trockenem Boden erwachsenen. Dabei werden die Organe „in feuchter Atmosphäre weniger ausmodelliert“ (Kohl 1886), d. h. die Ausbuchtungen der Lamina werden schwächer, die Kanten der Stengel neigen zum Verschwinden; die Haarbekleidung wird in feuchter Atmosphäre verringert. Noch auffallender sind die anatomischen Unterschiede: bei starker Transpiration wird die Kutikula verstärkt, Kollenchym und Sklerenchym gefördert, die Gefäße werden weiter und zahlreicher, in den Blättern tritt reichlich Pallisadenparenchym auf. Es fehlt aber zurzeit noch an einer kritischen Untersuchung der ganzen Frage: wir wissen nicht, wieviel von den beobachteten Erfolgen einfach auf Kosten von Differenzen im Wassergehalt der Pflanze, wieviel auf Verschiedenheiten in der eigentlichen Transpiration zu setzen ist, und im letzteren Fall wäre weiter zu untersuchen, ob die Wasserabgabe als solche einen Reiz ausübt, oder ob die mit der Transpiration in naher Beziehung stehende Versorgung mit Nährsalzen von maßgebender Bedeutung ist.

Sehr auffallende Veränderungen sind bei Kultur im feuchten Raum an solchen Pflanzen gemacht worden, die normalerweise trockene Standorte bewohnen. Lothelier (1893) fand, daß durch große Luftfeuchtigkeit die Ausbildung von Dornen unterdrückt wird, es treten z. B. bei Berberis an Stelle der Dornen Blätter, bei Ulex beblätterte Zweige auf. Goebel (1898), der diese Angaben nachuntersucht hat, konnte sie freilich nicht in vollem Umfange bestätigen; er fand nur eine Hemmung, keine völlige Unterdrückung der Dornbildung. Noch merk-

würdiger sind die Erfolge, die Brenner (1900) an Sukkulenten erzielte. Unsere Fig. 89 S. 371 zeigt den Habitus von Sempervivum assimile einmal (*I*) im normalen Zustand und bei *II* nach längerer Kultur im feuchten Raum. Bei schwacher Transpiration wird durch Streckung der Internodien die Wurzelrosette zunächst aufgelöst, später wird dann aber doch wieder eine neue Rosette ausgebildet. Die Blätter wachsen auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite und krümmen sich dementsprechend im Bogen nach unten; gleichzeitig werden sie erheblich dünner. Diese Verringerung der Dicke, die Auflösung der Rosette (die auch von Wiesner (1891) bei anderen Pflanzen unter denselben Umständen beobachtet wurde) und schließlich auch gewisse anatomische Aenderungen, z. B. Vorwölbung der Epidermiszellen, betrachtet Brenner wohl mit Recht als Einrichtungen zur Transpirationssteigerung.

Viele von den im feuchten Raum beobachteten Form- und Strukturänderungen erinnern sehr an die in der Dunkelheit auftretenden. Sempervivum assimile z. B. löst auch im dunkeln Raum seine Rosette auf; es bildet sie hier freilich überhaupt nicht mehr, und seine Blätter werden noch erheblich kleiner. Vermehrung der Luftfeuchtigkeit wird aber in der Natur sehr häufig mit Lichtverminderung Hand in Hand gehen, und umgekehrt werden bei starker Insolation auch meistens die Bedingungen lebhafter Transpiration gegeben sein. In der Natur wirkt eben wohl nur sehr selten ein einziger Faktor auf die Gestalt der Pflanze ein. Wenn wir z. B. finden, daß unterirdische Zweige sich anatomisch und morphologisch von oberirdischen unterscheiden (Costantin 1883 u. 1886), so liegt die Ursache dafür zweifellos nicht nur in Differenzen in der Beleuchtung, sondern auch im Wassergehalt des Mediums, und es spielt vielleicht selbst der Kontakt mit den festen Bodenpartikeln eine gewisse Rolle. Ebenso wird der charakteristische Bau der Wasserpflanzen nicht nur mit der Hemmung der Transpiration zusammenhängen, sondern auch mit den Aenderungen in der Zufuhr von Licht, Sauerstoff, Kohlensäure etc.[1]) In ähnlicher Weise werden mehrere Faktoren beteiligt sein bei der Ausbildung des alpinen Typus (Bonnier 1895), des Halophyten-Typus (Schimper 1891, Stahl 1894) etc. Wir können auf weitere Details nicht eingehen, es genügt uns zu wissen, daß vielfach der Bau der Pflanze nicht ein für allemal fixiert ist, sondern daß er ein je nach äußeren Umständen wechselnder ist.

Es erübrigt uns jetzt noch einen Blick auf die Beeinflussung der Pflanzengestalt durch andere Organismen zu werfen. Der Einwirkung solcher sozialer Einflüsse kann sich die Pflanze so wenig entziehen, wie sie der Wärme oder der Schwerkraft ausweichen kann, denn überall, wo Organismen überhaupt Gedeihen finden, da kommen sie zu mehreren vor und machen sich den Raum, das Licht, die Nährstoffe streitig; sie treten also in Konkurrenz. Die Folge dieses Kampfes ist dann die, daß die Mehrzahl der Exemplare zugrunde geht, weil die Sieger ihnen die Nährstoffe oder das Licht entziehen; die Wirkung der Organismen besteht also in diesen Fällen nur in chemischen oder physikalischen Ver-

[1]) Nach Untersuchungen von Mac Callum (1902) wäre bei Proserpinaca palustris die Ursache der Wasserform einzig und allein in der Hemmung der Transpiration zu suchen; wurde die Transpiration durch die osmotische Saugung einer konzentrierten Salzlösung ersetzt, so entstanden typische Luftblätter. Bestätigung dieser Angaben bleibt abzuwarten.

änderungen, die sie in ihrer Umgebung schaffen, und die dann ihrerseits die Erfolge herbeiführen, die wir genannt haben. Anders wenn ein Organismus die Pflanze verletzt, wenn z. B. ein Tier Teile der Pflanze entfernt; dann können, sowohl durch die Verletzung selbst, wie auch infolge der Reaktion der Pflanze auf diese, eigenartige Veränderungen des Pflanzenkörpers zustande kommen. Die direkten Wirkungen der Verletzung bedürfen keiner Besprechung, die indirekten werden in der nächsten Vorlesung behandelt. Sehr bekannt sind dann ferner die Beziehungen zwischen Tierwelt und Pflanzenwelt, die bei der Uebertragung des Blütenstaubes durch Insekten und an den sog. Ameisenpflanzen wahrzunehmen sind. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Pflanzen an den Besuch der Insekten angepaßt sind, und man nimmt an, daß sie sich an diesem angepaßt haben, also unter seinem Einfluß ihre Gestalt verändert haben. Das ist aber ein historischer Vorgang, der bisher einer experimentellen Untersuchung nicht zugänglich gewesen ist; wir schließen daher diese Fälle von unserer Betrachtung aus.

Neben den oben erwähnten physikalisch-chemischen Einwirkungen der Organismen auf ihre Umgebung und der damit zusammenhängenden Beeinflussung anderer Organismen gibt es aber auch eine direkte Wirkung von Organismen aufeinander, wenn diese eine Lebensgemeinschaft bilden, wenn sie in Symbiose oder in „Antibiose" leben. Auch hier wird in letzter Linie die Ursache der oft außerordentlich großen Veränderungen der Struktur und des Aussehens in chemischen, eventuell auch mechanischen Beeinflussungen zu suchen sein, aber trotzdem ist es einmal, weil wir diese Ursachen im einzelnen nicht kennen, und zweitens, weil sie tatsächlich in der Natur stets von Organismen ausgehen, zweckmäßig, diese Erscheinungen hier im Zusammenhang zu behandeln. Wir wollen also einige Beispiele für morphogene Wirkungen anführen, die durch Symbiose oder durch Parasitismus zustande kommen.

Abweichungen von der normalen Pflanzengestalt, die durch Parasiten bewirkt werden, nennt man Gallen.[1]) Als Gallerzeuger treten unter den Pflanzen in erster Linie die Pilze, daneben auch Bakterien (vgl. S. 288), Myxomyceten und Algen auf; die Parasiten von höherer Organisation werden gewöhnlich nicht mit zu den Gallerzeugern gerechnet, obwohl auch sie „Abweichungen von der normalen Pflanzengestalt" zu erzeugen vermögen. Von Tieren sind an erster Stelle die Gallwespen und die Gallmücken zu nennen, doch können auch andere Insekten, aber auch Würmer etc. Gallen erzeugen. Wir betrachten zuerst einige Pilzgallen. Der Einfluß der Pilze auf ihr Substrat kann sich in einer Abtötung der befallenen Stelle oder schließlich der ganzen Pflanze äußern. Daß hier Giftausscheidung und Giftwirkung vorliegt, ist offenbar, und es sind auch in Einzelfällen die wirksamen Stoffe genauer bekannt; so ist z. B. die Oxalsäure als Angriffswaffe mancher Pilze erkannt worden (de Bary 1884, Reinhardt 1892). Ein solches radikales Vorgehen der Pilze ist aber unzweckmäßig, denn bei rascher Vermehrung gefährdet ja der Pilz durch Vernichtung seiner Nährpflanzen schließlich seine eigene Existenz. Viel zweck-

[1]) Da wir die Literatur über Gallen nur in geringem Umfang zitieren, so sei auf folgende zusammenfassende Darstellungen verwiesen: Hofmeister 1868, Goebel 1898, Eckstein 1891, Küster 1903.

mäßiger verfahren andere Pilze, die ihre Nährpflanze nicht ernstlich schädigen, oder die sie gar zu lebhafterem Wachstum anregen. Manche Uredineen, ferner auch Erysiphe guttata, bewirken eine Förderung der Chlorophyllbildung im Wirt; die Synchytrien lassen die befallenen Epidermiszellen und deren Nachbarschaft sich stark vergrößern; wieder andere führen zur Anschwellung ganzer Internodien, ganzer Blätter, Früchte etc. Mit der Entstehung solcher Hypertrophien beginnt die eigentliche Gallbildung. Die anatomische Untersuchung zeigt in diesen Hypertrophien eine Vergrößerung der Parenchymzellen, oft auch eine Vermehrung derselben, sowie einen reichen Gehalt an Protoplasma und Stärke in ihnen. Das sind Veränderungen, die dem Pilze zugute kommen, denn es werden ihm offenbar mehr Nährstoffe zugeführt. Die üppige Entwicklung des Parenchyms wird begleitet von einer Rückbildung des Sklerenchyms und Kollenchyms. — Es ist anzunehmen, daß diese Hypertrophien durch vom Pilze ausgeschiedene Stoffe entstehen, die ähnlich wie gewisse Gifte eine stimulierende Wirkung auf die Wirtpflanze ausüben.

Noch eigenartiger als die einfachen Hypertrophien sind die Umgestaltungen, die von anderen Pilzen ausgehen. So wird der ganze Habitus der Euphorbien durch Uromyces pisi verändert, und Melampsorella cerastii bringt auf den Weißtannen die bekannten Hexenbesen hervor, verwandelt also dorsiventrale in radiäre Sprosse, mehrjährige in einjährige Blätter. Beide Uredineen reifen auf der umgestalteten Pflanze ihre Aecidiensporen. Diese keimen dann auf einem anderen Wirt und führen in ihm keinen nennenswerten Gestaltwechsel herbei. Ob das an einer Veränderung des Pilzes oder an anderen Eigenschaften der zweiten Wirtpflanze liegt, läßt sich zurzeit nicht entscheiden. Weitere Beispiele für solche Umgestaltungen liefern Peronospora violacea, die bei Knautia arvensis die Staubblätter in Blumenblätter verwandelt, also eine „gefüllte Blüte“ erzeugt, und Ustilago antherarum, der in den weiblichen Blüten von Lychnis vespertina die sonst verkümmernden Staubblätter zum Wachstum anregt und so scheinbar zur Bildung von Zwitterblüten Veranlassung gibt; die Antheren sind freilich nur mit den Fortpflanzungsorganen des Pilzes erfüllt, Blütenstaub produzieren sie nicht.

Die weitgehendsten Veränderungen sind dann vom Pilze bewirkte Neubildungen; dahin gehören z. B. die runden Auswüchse an Alpenrosen, die an Cynipidengallen erinnern, aber von Exobasidium vaccinii herrühren, und vor allen Dingen die von Taphrina laurenciana erzeugten Hexenbesen, d. h. adventive Sprosse mit abnormen Blättern, die auf Laubblättern von Pteris quadriaurita entstehen.

Fig. 94. Lonchaeagalle auf Cynodon dactylon. Etwa halbe natürl. Größe

Ungleich mannigfaltiger und in ihren Extremen auch komplizierter als die Pilzgallen sind die Insektengallen. Wir haben zunächst solche zu erwähnen, die eine Umbildung der Organe der befallenen Pflanze zu anderen Organen herbeiführen, wie sie auch sonst im normalen Entwicklungsgang, aber an anderer Stelle, aufzutreten pflegen. Die Galle von Livia juncorum bewirkt an Juncusarten die Umbildung von Laubblättern zu Niederblättern;

ähnlich wirkt Chermes bei der Fichte und die umstehend abgebildete Lonchaea lasiophthalma auf Cynodon dactylon (Fig. 94).

Vergrünungen, d. h. Umbildung von Blattorganen der Blüten zu Laubblättern, erzielte Peyritsch (1882) an Arabisarten durch Infektion mit Aphiden; durch Phytoptus konnte derselbe Autor in den Blüten von Cruciferen und Valerianeen unter anderem Sproßbildungen auftreten lassen.

Andere Gallen entstehen durch lokale Hypertrophien an einem sonst unveränderten Organ. Dabei kann es sich wie bei der Blasengalle von Viburnum lantana (Fig. 95) nur um eine Vergrößerung

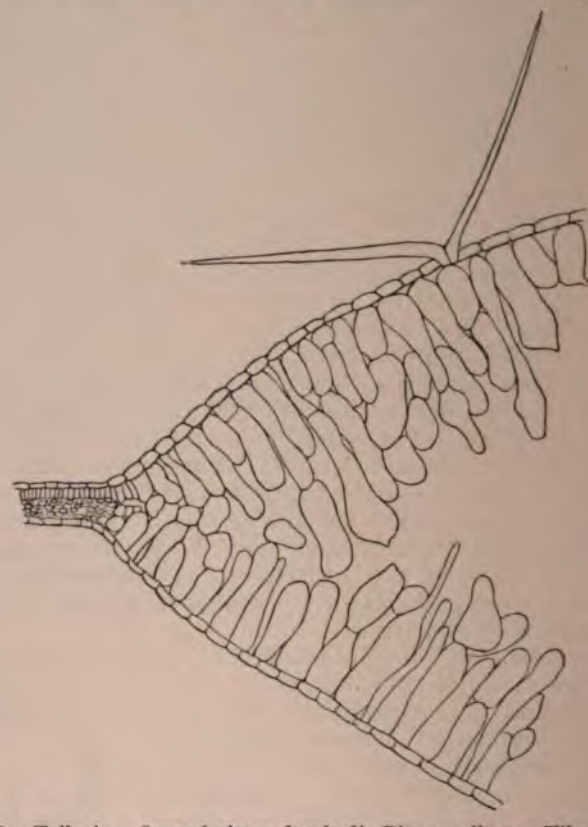


Fig. 95. Teil eines Querschnittes durch die Blasengalle von Viburnum lanta links ein Stück des unveränderten Laubblattes im Querschnitt. Aus Küster, Patho Pflanzenanatomie, Jena 1903.

bereits vorhandener Zellen handeln, meist aber tritt lebhafte Ze vermehrung unter überwiegendem Flächenwachstum oder Dicke wachstum ein. Durch lokales Flächenwachstum entstehen an Blätte die so häufigen Beutelgallen, während durch lokales Dickenwachstu die außerordentlich interessanten Cynipidengallen zustande komme die unbedingt eine etwas eingehendere Behandlung verlangen. Inte essant sind diese einmal, weil sie in Form und Größe spezifisch Charaktere besitzen, die sich immer wieder bei ihrer Bildung ein stellen, dann weil sie in ihrem inneren Bau Eigentümlichkeiten an

weisen, die unverkennbar von größter Zweckmäßigkeit sind — freilich nicht für die Pflanze, sondern für das Gallentier. Wir wollen Bau und Entwicklung der Cynipidengalle zunächst an einem besonders charakteristischen Beispiel kennen lernen und wählen dazu die allbekannte auf den Blättern unserer Eichen so häufig auftretende „Folii"galle, deren genaue Kenntnis wir den bewunderungswürdigen Untersuchungen Beijerincks (1882) verdanken.

Die Gallen von Dryophanta folii sind grüne, stellenweise rot angelaufene Kugeln von 1—3 cm Durchmesser, die auf der Unterseite des Eichenblattes an Nerven befestigt sind. Unter ihrer chlorophyllführenden, aber spaltöffnungsfreien Epidermis finden sich isodiametrische oder kuglige, ebenfalls chloropyllführende Zellen. Diese führen nach innen in ein außerordentlich lockeres, von großen Interzellularen durchzogenes Schwammgewebe über, das auch durch seinen reichen Gerbstoffgehalt charakterisiert ist. Im Zentrum findet man im Herbst in einer geräumigen Höhle das Insekt, vom Schwammgewebe noch durch eine Hohlkugel von verdickten Parenchymzellen geschieden. Es nagt sich nun einen Kanal bis zur Epidermis und durchbricht diese dann im November, bei Eintritt niederer Temperatur. Die ausgeschlüpften Wespen sind samt und sonders weiblich und legen ohne Befruchtung ihre Eier ab, was ja bei Insekten auch sonst häufig vorkommt. Zur Eiablage begibt sich das Tier an schlafende Augen, die an der Basis alter Stämme zu finden sind; es durchbohrt einige Knospenschuppen (Fig. 96, *I*) und weiß dann sein Ei genau auf die Spitze des Vegetationspunktes abzulegen und mit zufließendem Schleim daselbst zu befestigen. Schon aus dem Ort der Eiablage wird man schließen können, daß aus diesem Ei etwas anderes als eine Foliigalle hervorgeht. In der Tat wird das Ei im Frühjahr vom Vegetationspunkt umwallt und es kommt so (Fig. 96, *III*) in ein bildungsfähiges Gewebe von ziemlicher Ausdehnung zu liegen, das aus dem Vegetationspunkt und seinen jüngsten Ausgliederungen entstanden ist. Aus der Knospe geht dann die Galle hervor, die im ausgewachsenen Zustande 2 mm dick und 4—5 mm lang ist; ihr Aussehen wird durch Fig. 96, *IV* dargestellt. Man bemerkt den länglichen Körper an der Spitze, die eigentliche Galle, und an ihrer Basis die unveränderten Knospenschuppen. Einen Längsschnitt durch einen jugendlicheren Zustand gibt Fig. 96, *V*. Im Zentrum befindet sich der Raum,

Fig. 96. Die Galle von Spathegaster Taschenbergi. Nach Beijerinck (1882). *I* Foliiwespe, ein Ei in eine Knospe legend. *II* Vegetationspunkt (*vp*) dieser Knospe mit dem Larvenkörper *Lk*; *Nd* Dotter. *III* Derselbe nach Umwallung des Eies. *gW* Die Wucherung. *Lk* Larve. *Kl* Kammerloch. *IV* Junge Galle in Gesamtansicht. *V* Junge Galle im Längsschnitt. *LK* Larvenkammer. *Ng* Nahrungsgewebe. *sg* Stärkegewebe. *ep* Epidermis.

in dem sich die Larve aufhält. An diesen schließt sich eine Lage von Zellen an, die durch große Kerne und durch dichtes eiweiß- und fettreiches Plasma ausgezeichnet sind; man nennt sie die Nährschicht, denn die Larve lebt von ihr. Der ganze Raum zwischen der Nährschicht und den in Papillen auswachsenden Epidermiszellen ist von mäßig verdickten, amylumhaltigen Zellen gebildet, die auch in der reifen Galle erhalten bleiben. Von unten her dringen schließlich noch Gefäßbündel in die Gallenrinde und verzweigen sich in ihr.

Anfang Juni schlüpfen aus diesen Gallen die Wespen aus. Dieses Mal männliche und weibliche Tiere; die letzteren sind der Foliiwespe ähnlich, doch zeichnen sie sich durch bedeutend geringere Dimensionen aus. Diese Tiere wurden, vor der Erkenntnis ihres Zusammenhanges mit Dryophanta folii, als Spathegaster Taschenbergi bezeichnet, und deshalb heißt auch heute noch die Galle „Taschenbergi"galle. Das Taschenbergiweibchen begibt sich nach der Befruchtung auf die Unterseite noch nicht ganz ausgewachsener Eichenblätter, sticht mit dem Legerohr tief in einen größeren Nerven und legt dann daselbst ein Ei ab. Aus dem Siebteil eines benachbarten Gefäßbündels entsteht dann eine Gallwucherung (Fig. 97, *I*),

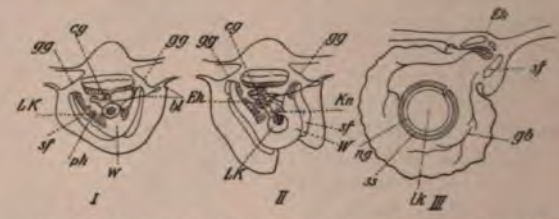


Fig. 97. Entwicklung der Galle von Dryophanta folii. Querschnitte durch die Blattrippe der Eiche. Nach Beijerinck (1882). *I* Bildung der Gallwucherung (*W*) aus dem Phloem. *II* Sprengung der Rinde. *III* Junge fast fertige Galle. *gg* Grenze des Assimilationsgewebes im Blatt. *sf* Sklerenchym. *ph* Phloem. *cg* Gefäßbündel aus der Mitte der Rippe. *W* Gallwucherung. *Kn* Kanal. *Lk* Larvenkörper. *Eh* Eihöhlung. *lk* Larvenkammer. *ng* Nahrungsschicht. *ss* Steinzellschicht.

die bald die Rinde des Nerven sprengt, und in deren zentralen Hohlräume sich die junge Larve begibt, nach dem sie die Eihaut verlassen (*II*). Die endogen wie eine Wurzel entstandene Gallwucherung wächst nun zu einer bald äußerlich sichtbaren Kugel heran, die nur noch mit einem Stielchen im Innern des Blattnerven wurzelt. Sie zeigt eine auffällige Differenzierung ihrer Gewebe (*III*); man kann drei Kugelschalen unterscheiden. Zu innerst findet sich die an die Larvenkammer grenzende Nährschicht; an sie schließt sich ein sklerenchymatischer Beleg an, und endlich folgt zu äußerst ein mächtiges, von Gefäßbündeln durchzogenes Rindengewebe. In diesem Stadium ist aber die Galle noch bei weitem nicht ausgewachsen. In der Folge nimmt neben der Rinde auch die Sklerenchymschicht noch beträchtlich zu, wobei vereinzelte, dünnwandige Zellen, sowie die dünnwandigsten Stellen der Sklerenchymzellen stark wachsen; gleichzeitig füllen sich diese Elemente mit Reservestoffen. Beijerinck bezeichnet diese Schicht als sekundäres Nährgewebe; es fällt, ebenso wie das primäre, der Larve zum Opfer. Unmittelbar an der Stelle, wo das Tier frißt findet man immer die größten Zellen. Es geht also offenbar ein Reiz vom Insekt aus, der ein Zellenwachstum bewirkt.

Dieser Reiz kann ein chemischer, er kann aber auch ein mechanischer sein, und er fordert dazu auf, zu fragen, wodurch überhaupt die Gallenbildung im ganzen veranlaßt wird. Zunächst steht fest, daß die Verwundung durch den Stich des Gallinsektes dabei nicht in Betracht kommt. Daß aber auch mechanische Reize, die etwa mit den Bewegungen der Larve zusammenhängen, nicht für die Gallbildung verantwortlich gemacht werden können, ergibt sich aus der Tatsache, daß die Gallbildung schon einsetzt, wenn die Larve noch in der Eihaut eingeschlossen ist. Es müssen also offenbar ganz bestimmte, von der Larve diffundierende Stoffe sein, die alle Zellen, die sie treffen, zur Betätigung an der Gallbildung zwingen. In einzelnen Fällen, z. B. bei Nematusgallen auf Weiden, soll (nach Beijerinck 1888) bei der Eiablage vom Muttertiere ein gallbildender Stoff abgegeben werden, so daß also auch ohne Entwicklung einer Larve eine freilich kleine Galle entsteht; allein W. Magnus (1903) konnte diese Angabe nicht bestätigen. In der Mehrzahl der Fälle ist aber ohnedies die Gallenbildung durchaus an die Entwicklung der Larve gekettet. Wie aber die Differenzierung der Gewebe in der Galle zustande kommt, ob z. B. die Bildung der Nährschicht von anderen Stoffen als die des Sklerenchyms abhängt, das ist nicht bekannt.

Im allgemeinen gehen so komplizierte Gallen, wie wir sie zuletzt kennen gelernt haben, aus embryonalen Geweben hervor; diese sind jedenfalls leichter umzubilden als ausgewachsene. Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob Beijerincks Angabe zutrifft, ob bei der Foliigalle wirklich aus dem Siebteil die Wucherung entsteht, oder ob nicht vielmehr das Cambium dieselbe liefert. Von Wichtigkeit ist noch, hervorzuheben, daß die Gallbildung häufig von ganz unverletzten Zellen ausgeht, so daß also die wirksamen Stoffe offenbar diffusibel sein müssen. Für eine Diffusion derselben spricht auch der im allgemeinen zur Larve zentrische Bau der Galle und das Aufhören der Reizwirkung in einer gewissen Entfernung vom Zentrum. — Schon Hofmeister (1868) hat vom Insekt ausgeschiedene Flüssigkeiten als Ursache der Gallen betrachtet.

Das Gallinsekt liefert also bestimmte chemisch reizende Stoffe und die Pflanze baut auf den Reiz hin die Galle. Derselbe reizende Stoff bewirkt bei verschiedenen Pflanzen verschiedene Gallen; so fällt z. B. die Galle von Cecidomyia artemisiae auf Artemisia campestris anders aus als auf A. scoparia. Daraus folgt, daß nicht nur das Insekt, sondern ebenso sehr auch die Pflanze eine wesentliche Rolle bei der Gallbildung spielt. Um so auffallender ist demnach, daß die Pflanze keinerlei Nutzen von der Gallbildung hat.

In die Augen springend dagegen ist die Zweckmäßigkeit des Baues der Galle für das Tier. Eine ähnliche Differenzierung der Gewebe wie bei Dryophanta findet sich auch bei anderen Gallen; Gewebe, die speziell der Ernährung, dem mechanischen oder chemischen Schutz des Insekts dienen, sind nicht selten. Dabei werden häufig Zellformen hervorgebracht, die an der normalen Pflanze und überhaupt in ihrem ganzen näheren Verwandschaftskreise fehlen. Auch finden sich noch andere Einrichtungen, die fast noch deutlicher ihre Bedeutung für den Parasiten zeigen, so z. B. die Ausbildung von Deckeln an der (bei Kerner 1891, II, 526, Fig. 5 abgebildeten) Galle von Cecidoses eremita. Ohne jede Gegenleistung verstehen es die Gallenbewohner, ihre Wirte für sich auszunützen. Die Pflanze macht gar

keinen Versuch sich vom Parasiten zu befreien, sie liefert ihm willig alle Stoffe die er zu seiner Ernährung bedarf, ja sie baut ihm noch ein besonderes Haus, kurz sie behandelt ihn wie ein eigenes Organ. Daraus wird man wohl den Schluß ziehen müssen, daß die Pflanze die vom Gallenbewohner erzeugten Stoffe nicht von ihren eigenen unterscheiden kann, und daß auch im normalen Entwicklungsgang stoffliche Beeinflussungen einzelner Teile durch andere eine große Rolle spielen dürften.

Andere, aber gleichfalls interessante Verhältnisse treffen wir an, wenn wir schließlich, als ein Beispiel von Symbiose, noch die Flechten betrachten. Daß hier wahrscheinlich jeder der beiden zu einer Genossenschaft vereinten Organismen aus der Vereinigung Vorteil zieht, ist früher erwähnt worden (S. 294). Streng zu beweisen ist diese Auffassung freilich nicht. Förderungen haben wir ja auch durch echte Parasiten kennen gelernt, und vielleicht sind die Algen gar nicht immer „gefördert" in den Flechten; wenigstens könnte man eine gewisse Schädigung daraus erschließen, daß sie im Konsortium nicht zu fruktifizieren pflegen. — In bezug auf die Gestalt der Genossenschaft treffen wir nun aber wesentliche Differenzen an. Bei manchen Flechten, z. B. bei Ephebe, dominiert im Konsortium die Alge, und die „Flechte" hat im wesentlichen das gleiche Aussehen wie die Alge ohne Pilz. Ein Gegenstück dazu bildet die „Hymenolichene" Cora, bei der die Form durchaus vom Pilz, einer Telephoree, bestimmt wird. In der Mehrzahl der Fälle ist aber durch die Symbiose eine ganz neue Form entstanden, die durchaus den Eindruck eines einheitlichen Organismus macht. Hier wird also offenbar jeder der Organismen vom anderen beeinflußt, und unter Umständen kann bald mehr der eine bald der andere dominieren. Dies ist nach den Mitteilungen Möllers (1893) bei Dictyonema der Fall, einer Flechte, die aus derselben Telephoree hervorgeht, wie die eben genannte Cora. Cora ensteht, wenn sich der Pilz mit Chroococcaceen, Dictyonema dagegen, wenn er sich mit Scytonema vereinigt. „Die Scytonemafäden sind aber viel kräftigere und bezüglich der Wachstumsrichtung eigenwilligere Gebilde als die einzelligen Chroococcaceen. Sie führen mit dem Pilz einen Kampf um den formbestimmenden Einfluß auf das Gesamtwesen; bei Ausbildung der Flechte in der Luft ist der Pilz unbestrittener Herrscher (echte Dictyonemaform), geht aber die Flechte auf feste Unterlage über, so gewinnen die Algen die Oberhand, sie bestimmen die Formausbildung allein („Laudatea"form), und der Pilz wird ihr folgsamer Begleiter" (Möller 1893). Betrachten wir also den Pilz, so kann dieser einmal als algenfreie Telephoree wachsen, er kann aber auch, wenn er auf geeignete Algen trifft, im Laufe seiner Entwicklung die Cora,- Dictyonema- und die Laudateaform annehmen.

Literatur zu Vorlesung 25.

de Bary. 1884. Morphologie u. Biologie d. Pilze. Leipzig.
Benecke, W. 1903. Botan. Ztg. **61**, 19.
Beljerinck. 1882. Beobachtungen üb. die ersten Entwicklungsstadien bei Cynipidengallen. Amsterdam.
— 1888. Botan. Ztg. **46**, 1.
Bonnier. 1895. Annales sc. nat. VII, **20**, 217.
Brenner. 1900. Flora **87**, 387.
Burck. 1900. Kon.-Akad. van Wetensch. Amsterdam. Proceedings.
Costantin. 1883, 1886. Annales sc. nat. VI, **16**, 5; VII, **1**, 135.
Eckstein. 1891. Pflanzengallen und Gallentiere. Leipzig.

Elfving. 1880. Acta Soc. Fennicae 12.
Goebel. 1898. Organographie 1. Jena.
Hartig. 1901. Holzuntersuchungen. Altes u. Neues. Berlin.
Hegler. 1893. Cohns Beitr. z. Biologie 6, 383.
Heinricher. 1896. Ber. naturw. Verein Innsbruck 22.
Hofmeister. 1868. Allgem. Morphologie d. Gewächse. Leipzig.
Kerner. 1891. Pflanzenleben. Leipzig u. Wien.
Kny. 1901. Jahrb. wiss. Botan. 37, 55.
Kohl. 1886. Die Transpiration. Braunschweig.
Küster. 1903. Patholog. Pflanzenanatomie. Jena.
Lengercken. 1885. Botan. Ztg. 43. 337.
Lothelier. 1893. Revue gén. de bot. 5, 480.
Lüpke. 1888. Landwirtsch. Jahrb. 17, 912.
Magnus, W. 1903. Ber. D. bot. Ges. 21, 129.
Mc Callum. 1902. Botan. Gazette 34, 193. Ref. botan. Ztg. 1903, S. 69.
Möller. 1893. Flora 77, 254.
Mottier. 1899. Annals of Botany 13, 346.
Nabokich. 1901. Ber. D. bot. Ges. 19, 222.
— 1902. Beihefte Bot. Cbl. 13, 272.
Noll. 1900. Landw. Jahrbücher 29, 361.
— 1901. Sitzungsber. niederrh. Gesellsch.
Oltmanns. 1891. Sitzungsber. Berliner Akad. d. Wiss.
Peyritsch. 1882. Jahrb. wiss. Bot. 13, 1.
Pfeffer. 1893. Druck u. Arbeitleistung. (Abh. Kgl. Gesellsch. Leipzig 20, 233.)
Pulst. 1902. Jahrb. wiss. Bot. 37, 205.
Reinhardt. 1892. Jahrb. wiss. Bot. 23, 479.
Richter. 1894. Flora 78, 423.
Schimper. 1891. Indo-malayische Strandflora. Jena.
Schwarz, F. 1881. Unters. Bot. Institut Tübingen 1, 53.
— 1883. ibid. 1. 135.
Stahl. 1894. Bot. Ztg. 52, 117.
Tucker u. Seelhorst, 1898. Journal f. Landw. Ref. Biedermanns Jahresber. 28, 269.
Voechting. 1878. Die Organbildung 1. Bonn.
Wieler. 1883. Unters. aus d. bot. Instit. Tübingen 1, 189.
— 1901. Ber. D. bot. Ges. 19, 366.
Wiesner. 1891. Ber. D. bot. Ges. 9, 46.
— 1895. Ber. D. bot. Ges. 13, 481.
— 1896. Ber. D. bot. Ges. 14, 180.
Wortmann. 1881. Botan. Ztg. 39, 368.

Vorlesung 26.

Korrelationen.

Wenn schon, wie wir am Schlusse der letzten Vorlesung gesehen haben, eine Alge, die mit einem Pilze in Symbiose lebt, von maßgebender Bedeutung für die Wachstumsweise des anderen Symbionten werden kann, obwohl doch zwischen beiden kaum andere Beziehungen bestehen können als Austausch gelöster Stoffe, wenn ferner ein Insekt, das vermutlich auch nur durch seine chemischen Ausscheidungen wirken dürfte, eine Gallenbildung veranlaßt, wenn solche f r e m d e Organismen fundamentale Gestaltsänderungen an der Pflanze hervorzubringen vermögen, dann wird man es begreiflich finden, daß die einzelnen Organe der Pflanze, die durch Protoplasmafäden zu einem Ganzen vereinigt sind, einander außerordentlich stark beeinflussen. Solche Beziehungen pflanzlicher Organe, die man als „Korrelationen des Wachstums" (Goebel 1880) bezeichnet, sind uns schon mehrfach

begegnet, wir müssen sie aber an dieser Stelle eingehender betrachten. Sie stehen auf der Grenze zwischen den äußeren und den inneren Wachstumsursachen; wenn man auf die relative Selbständigkeit der Einzelzelle und der einzelnen Knospe Wert legt, dann erscheinen uns alle Beeinflussungen derselben durch andere Zellen oder andere Vegetationspunkte der gleichen Pflanze als von außen her kommend. Denn alle außerhalb des betrachteten Teiles liegenden Stücke der Pflanze sind für ihn Außenwelt; faßt man aber die doch vielfach einheitlich reagierende Gesamtpflanze ins Auge, so sind die Wirkungen eines Teiles auf den anderen als innere Ursachen des Geschehens zu bezeichnen.

Die Zellen eines Spirogyrafadens, die alle die gleiche Gestalt und die gleiche Funktion haben, beeinflussen sich anscheinend in ihrem Wachstum gegenseitig nicht, und es ist für das Gedeihen der Einzelzelle wohl ziemlich gleichgültig, ob sie mit den anderen verbunden ist oder nicht.

Wenn aber verschiedene Zellen, oder allgemeiner gesprochen, verschiedene Organe eines Pflanzenkörpers verschiedenen Bau und verschiedene Funktion haben, dann beeinflussen sie sich notwendig gegenseitig in dem Sinne, daß das Auftreten einer bestimmten Funktion bei einzelnen Organen andere zur Ausbildung anderer Funktionen nötigt, obwohl diese im Prinzip sehr wohl befähigt wären, die gleiche Funktion auszuüben. In der normalen Ontogenese nimmt jedes auftretende Organ eine im voraus bestimmbare Gestalt an, und man könnte leicht glauben, es könne sich überhaupt nicht anders gestalten. Tatsächlich aber kann man viel richtiger sagen, aus jedem Organ, das am Vegetationspunkt entsteht, kann noch sehr vielerlei werden; daß es in die ganz bestimmten Bahnen hineingedrängt wird, liegt nur an dem Zusammenhang mit den anderen Teilen. Bestände eine solche Regulierung der Entwicklung der Teile nicht, entstände also aus jeder Zelle oder aus jedem Gewebehöcker all das, wozu diese Organe befähigt sind, so wäre die Pflanze eben kein Organismus, sondern eine wilde Masse von belebter Substanz. Die ganze „Harmonie der Entwicklung“ ist überhaupt nur möglich, wenn Korrelationen existieren. Diese an Beispielen kennen zu lernen, wird nun unsere nächste Aufgabe sein; dabei wird sich Gelegenheit geben, eine ganze Reihe von Erscheinungen, die bisher noch nicht genügend beachtet worden sind, zu besprechen. In seltenen Fällen kann man schon durch einfache Beobachtung auf Korrelationen schließen. Berthold (1882) hat gefunden, daß die Seitenzweige vieler Algen an ihrer Basis Neubildungen vorzugsweise auf der vom Hauptsproß abgewandten Konvexseite entstehen lassen; der Einfluß des Hauptsprosses macht also diese im übrigen radiären Zweige lokal dorsiventral. Aehnliches beobachtet man an jedem Cupressuszweig; die Seitenzweige tragen an der akroskopen Seite mehr und größere Auszweigungen, obwohl der Anlage nach ihre basiskope Flanke ebenso zu Auszweigungen disponiert sein dürfte.

Auch zufällige Anomalien können manchmal im gleichen Sinne verwertet werden. So hat de Vries (1891) einen Blütenstiel von Pelargonium beobachtet, der eine Laubknospe gebildet hatte; dadurch, daß diese austrieb, lebte der Blütenstiel, anstatt nach der Blüte zugrunde zu gehen, Jahre lang weiter und bildete bei kräftigem Dickenwachstum einen Holzkörper wie ein normaler Stamm. Wenn also für gewöhnlich

der Blütenstiel kein Cambium entwickelt oder keine Tätigkeit in demselben entfaltet, so liegt das bloß daran, daß keine Laubblätter an ihm entstehen; zwischen der Entfaltung von Laubblättern und dem sekundären Dickenwachstum des Stammes besteht demnach eine Korrelation. Aehnliche Beispiele aus dem Gebiete der Mißbildungen ließen sich viele auffinden und entsprechend verwerten. Man wird aber experimentellen Studien im allgemeinen, weil sie eindeutiger sind, den Vorzug geben.

Unter ihnen steht die Methode, durch Entfernen eines Organs seinen Einfluß auf die übrige Pflanze zu beobachten, oben an. Mit dem Abschneiden eines Organes wird aber zunächst einmal eine Wunde erzeugt, und die Pflanze hat das Bestreben, diese Wunde zu vernarben. Erst in zweiter Linie kommt dann auch noch die Fähigkeit der Pflanze, das verlorene Organ zu ersetzen, zur Beobachtung. Es handelt sich dabei um eine Reaktion der Pflanze auf äußere mechanische Einwirkungen, wie sie in der vorhergehenden Vorlesung besprochen worden sind; wegen der zur Beobachtung kommenden Korrelationen finden aber diese Vorgänge erst hier ihre Behandlung.

Zunächst einige Worte über Wundheilung, wobei wir uns ausschließlich an höhere Pflanzen halten! Die Heilung verläuft sehr verschieden, je nach dem Alter und der Beschaffenheit des betroffenen Gewebes. Die verwundeten Zellen, eventuell auch deren nächste Nachbarn, gehen zugrunde, eine darauf folgende Zellschicht aber reagiert, wenn sie noch Plasma führt, durch Organbildung auf die Verwundung. Manche Parenchymzellen pflegen, ohne zu wachsen, einfach einige dem Wundkontur parallel laufende Teilungen auszuführen und die Wände zu verkorken. So wird durch Wundkork das lebende Gewebe von dem toten abgegrenzt. Hier sehen wir eine Reaktion eintreten, die uns lehrt, daß ausgewachsene Zellen noch teilungsfähig sind; wir können aber nicht gerade behaupten, die Störung des Zusammenhanges mit den Nachbarzellen allein sei die Ursache der Reaktion, denn es könnten auch etwa aus den verwundeten Zellen stammende Stoffe oder andere mit der Verwundung eintretende Veränderungen einen Reiz ausüben.

Neben dieser einfachen Wundheilung durch Kork findet sich in anderen Fällen eine kompliziertere: die Bildung eines Callus. Die intakt gebliebenen Zellen in der Nähe des Wundrandes fangen an, lebhaft zu wachsen und wölben sich gegen die Wunde vor; es entstehen Zellteilungen, und schließlich findet man ein dünnwandiges, meist großzelliges Gewebe von unregelmäßiger Gestalt, eben den sog. Callus. Zur Callusbildung scheinen alle mit Protoplasma und Kern ausgestatteten Zellen, auch die Epidermiszellen, befähigt zu sein, aber begreiflicherweise erfolgt sie in jugendlichen Zellen, vor allem im Cambium, lebhafter als in ausgewachsenen Zellen. Kleinere Wunden, wie Stichwunden in Blättern, können nun durch Callus ganz ausgefüllt werden, an größeren entsteht nur eine Randwucherung und die äußersten Calluszellen verkorken; damit ist dann ein Ersatz der Epidermiszellen erzielt, der immer in erster Linie erstrebt wird. Mit solchen Erscheinungen ist jedoch die Bedeutung der Callusbildungen noch lange nicht erschöpft. Da wir aber auf eine umfassende Schilderung derselben hier verzichten müssen, so wollen wir nur einige Beispiele anführen. Als erstes wählen wir die Callusbildung an Stecklingen. Bekanntlich vermehren die Gärtner viele Pflanzen in sehr einfacher Weise dadurch, daß sie abgeschnittene Zweige in feuchten Sand

stecken und warm halten. Hat eine Pflanze die Fähigkeit, unter diesen Umständen sich neu bewurzeln zu können, so ist sie zur Vermehrung durch „Stecklinge“ geeignet, anderenfalls nicht. Bevor nun Wurzeln am Steckling auftreten, bildet sich am unteren Ende, also an der im Sand steckenden Schnittwunde, ein Callus aus, der aus dem Cambium, dem Bastparenchym und der Markkrone in der Weise hervorgeht, wie es Fig. 98 (*I*) zeigt. In dieser Figur ist zu sehen wie die cambiogenen Calluszellen sich über die untere Schnittfläche des Stecklings herüberlegen. In gleicher Weise wird auch von den anderen Callusmassen die untere Schnittfläche überwallt, wobei die Calluswülste miteinander zu einer einzigen schließlich halbkugligen Gewebemasse verschmelzen (Fig. 98, *II*). Ist so die Schnittfläche ganz bedeckt, so treten in dem Callus Korkzonen auf, die die unteren Enden der Gefäßteile und der Bastfasern bogenförmig umfassen und von dem neuen Gewebe trennen. An der Oberfläche des Callus ist schon früher Kork entstanden. Weiterhin bildet sich dann aber auch noch in einiger Entfernung von diesem letzteren ein Cambium aus, das sich an das des Stecklings ansetzt und gerade wie dieses nach innen sekundäres Holz, nach außen sekundären Bast erzeugt. Im einjährigen Steckling findet man dementsprechend an der Basis von innen nach außen die sekundären Gewebe in gleicher Anordnung wie am normalen Stengel und in festem Zusammenhang mit diesem. Vom Auftreten der Wurzeln am Steckling werden wir später noch zu sprechen haben; in der Figur sind sie nicht eingezeichnet.

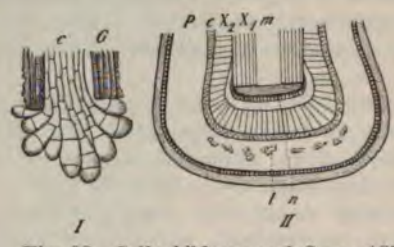


Fig. 98. Callusbildung nach Stoll 1874. Bot. Ztg. 32, Taf. 12. *I* Längsschnitt durch die Basis eines 3 Tage alten Stecklings von Hibiscus. Callus aus dem Cambium. *G* Gefäße. *c* Cambium. *II* Längsschnitt durch die Basis eines 1 Jahr alten Stecklings von Hibiscus. *m* Mark X_1 primäres Xylem. X_2 sekundäres Xylem. *c* Cambium. *P* Phloem und Rinde. *n* Kork. *l* Sklerenchym.

War in diesem Beispiel der Callus durch seine Befähigung zur Ausbildung von sekundären Geweben ausgezeichnet, so sehen wir in anderen Fällen auch primäre Gewebe aus ihm hervorgehen. Entfernt man z. B. die äußerste Spitze des Vegetationspunktes an Dikotylenwurzeln, so wird der entstehende Callus in ganz kurzer Zeit zu einem neuen Vegetationspunkt, der in normaler Weise funktioniert und auch eine Wurzelhaube erzeugt. Diese Erscheinung ist aber fast ganz auf den Vegetationspunkt der Wurzel beschränkt, findet also an dem des Stammes nur selten statt (Peters 1897).

In der Regel wird überhaupt nicht das entfernte Organ an Ort und Stelle durch den Callus wiedergebildet, sondern es tritt zu seinem Ersatz in der Nähe ein neues Organ auf; dieses kann entweder vor der Verwundung schon als makroskopisch oder mikroskopisch sichtbare Anlage vorhanden gewesen sein, oder es wird erst aus dem Callus gebildet. Zwischen diesen scheinbar sehr verschiedenen Fällen der Regeneration existieren so viele Uebergänge, daß man sie in der Praxis oft schwer trennen kann. Begreiflich aber ist es, daß sich die Pflanze nicht die Mühe macht, ein Organ wiederzubilden, wenn in der Nähe der Verluststelle schon eine Anlage zu einem identischen

Organ existiert. So übernimmt, wenn ein größeres Ende der Wurzel abgetragen wird, die benachbarte Seitenwurzel die Funktion der Hauptwurzel, und am Stamm pflegt ja eine Fülle von Knospen ausgebildet zu sein, die nur darauf warten, bis sie sich betätigen können. Für gewöhnlich werden die basalen Seitenknospen eines Triebes durch die Entwicklung der Hauptknospen und der oberen Seitenknospen an der Entwicklung gehindert. Doch kommt auch das Gegenteil vor; bei gewissen Bäumen, so z. B. bei der Linde sind es hochstehende Seitenknospen, welche das Achsenende an der Weiterentwicklung hemmen; daher der „sympodiale" Wuchs dieses Baumes.

Namentlich beim Fehlen solcher „Organreserven" (Goebel 1903) tritt gewöhnlich eine Organneubildung aus dem Callus ein. Sehr verbreitet ist dieselbe z. B. an den Stümpfen gefällter Bäume, wo ein cambiogener Callus massenhaft Knospen produziert. Solche Neubildung von Knospen findet bei vielen Pflanzen auch an abgeschnittenen Wurzelstücken statt, und selbst Ausschnitte mitten aus der Kartoffelknolle sind zur Sproßbildung befähigt. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle die Entstehung dieser Sprosse eine endogene ist, wie normal bei Wurzeln, so sind doch auch Beispiele bekannt, in denen die Neubildung von Epidermiszellen ausgeht. Die Art, wie Begonien aus Blättern vermehrt werden, ist bekannt: werden die Blätter, mit Einschnitten durch den Hauptnerven versehen, auf feuchten Sand gelegt, dann bildet sich an jedem basalen Schnittende aus dem Nerven ein Callus, an dessen Aufbau auch die Epidermiszellen beteiligt sind. Durch Wachstum und Teilung einer Epidermiszelle des Callus wird dann der neue Sproß hergestellt. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß bei diesem Objekt auch in einiger Entfernung vom Callus aus unveränderten Epidermiszellen neue Sprosse sich erheben können, so daß also einer normalen Epidermiszelle dieser Pflanze zweifellos die Fähigkeit zukommt, eine Knospe zu erzeugen. Man sieht daraus, daß die Callusbildung keine notwendige Vorbedingung für die Sproßbildung ist.

Aehnlich wie Sprosse können auch Wurzeln nach Verletzungen an Wurzeln, Stengeln oder Blättern entstehen und zwar sowohl aus schon vorhandenen Anlagen, wie auch aus vollkommenen Neubildungen. Dagegen geht der Pflanze im allgemeinen die Fähigkeit ab, abgeschnittene Blätter oder Blattteile zu ersetzen. Wird die Blattspreite abgeschnitten, so geht meist auch der Blattstiel zugrunde und wird abgeworfen, ebenso wie Stengel, denen die Spitze genommen wurde, sich häufig am nächst tieferen Knoten abgliedern. Auf ein Beispiel echter Wiederbildung der Blattspreite hat aber Hildebrand (1898) aufmerksam gemacht, und Winkler (1902) und Goebel (1903) haben es neuerdings genauer untersucht. Wird an der jugendlichen Pflanze — nur an dieser gelingt der Versuch! — von Cyclamen persicum die Blattspreite abgeschnitten, so entsteht in geringer Entfernung vom Wundrand an beiden Flanken des Blattstieles eine Wucherung, die zur Neubildung eines Organs führt, das nach äußerer Form und innerem Bau als eine Blattlamina bezeichnet werden muß.

Die angeführten Beispiele von Erfolgen der Verwundung haben uns mit einer Fülle von Korrelationen bekannt gemacht: die Pflanze besitzt die Fähigkeit, fehlende Teile wieder zu bilden, und da müssen Zellen, Gewebe, Glieder, deren Entwicklung in der normalen Onto-

genese abgeschlossen ist, wenn ihr Zusammenhang mit den übrigen Teilen der Pflanze gestört wird, zu neuer Gestaltung schreiten. Regenerationen treten ebenso an den abgeschnittenen Teilen, wie an den restierenden Stumpfen auf. Wir werden nicht umhin können, anzunehmen, daß die Befähigung zu derartigen Lebensäußerungen in jeder protoplasmahaltigen Zelle vorhanden ist und nur für gewöhnlich durch die Beziehungen der Teile untereinander unterdrückt wird.

Einen weiteren Einblick in die Ursachen pflanzlicher Gestaltung bekommen wir, wenn wir die Orte näher betrachten, an denen die Regenerationsorgane auftreten. Entfernt man die Spitze eines Sprosses, so treibt die der Wunde benachbarte, also die höchststehende Knospe aus; wird das Wurzelende entfernt, so bildet die ihm zunächst entstandene Seitenwurzel den Ersatz. Es können aber, wie schon gelegentlich erwähnt, Wurzeln an Sprossen und Sprosse an Wurzeln, ferner Wurzeln und Sprosse an Blättern auftreten; auch dann ist ihre Stellung eine gesetzmäßige. Ein mit Knospen besetzter Weidenzweig bildet im feuchten Raum am oberen Ende nur Laubsprosse, am unteren nur Wurzeln aus, und die Größe der Sprosse nimmt zu, je näher sie dem oberen Ende, die der Seitenwurzeln, je näher sie der Basis stehen. Wie Voechting (1878) gezeigt hat, ist diese Verteilung der Organe und auch ihre relative Größe zwar abhängig von äußeren Einflüssen, wie Feuchtigkeit, Schwerkraft und Licht, aber sie ist nicht in erster Linie von diesen Faktoren bedingt; vielmehr besteht in dem Zweig eine Polarität aus inneren Gründen, und diese läßt sich durch äußere Kräfte zwar modifizieren, aber nicht völlig überwinden. Auch bei Marchantia und ähnlichen Lebermoosen, die eine geradezu erstaunliche Regenerationsfähigkeit haben (Voechting 1885), entsteht die Neubildung stets an der Spitze des alten Teiles; selbst kleinste Ausschnitte des Thallus zeigen eine polare Differenzierung, und man kann kaum zweifeln, daß in jeder einzelnen Zelle ein Gegensatz zwischen Basis und Spitze existiert. In der Tat hat denn auch Voechting an höheren Pflanzen auf andere Weise den polaren Bau der Einzelzelle beweisen können (vgl. S. 406). Erinnern wir uns nun daran, daß bei niederen Organismen die Bestimmung darüber, was Basis und was Spitze des Pflanzenkörpers werden soll, vielfach durch äußere Momente getroffen wird, — bei Bryopsis z. B. durch das Licht — so müssen wir sagen, die höheren Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung anders; schon am Embryo der Phanerogamen, an der Brutknospe von Marchantia besteht die Sonderung in Basis und Spitze, und sie hängt hier lediglich von inneren Ursachen ab. Die Erscheinungen der Regeneration lehren uns aber, daß die schon nach den ersten Zellteilungen am Phanerogamenembryo auftretende Gliederung in Sproß und Wurzel nicht eine Trennung des Protoplasmas in zwei Teile bedeutet, von denen der eine nur Wurzel-, der andere nur Sproßnatur hat, sondern daß in jeder einzelnen Zelle die Fähigkeit, beiderlei Organe zu bilden, dauernd vorhanden bleiben muß. Es kann also nur die fortwährende gegenseitige Beeinflussung der Teile die einseitige Tätigkeit des Sprosses wie der Wurzel bedingen. Es bedarf ja kaum der Erwähnung, daß die Wurzel sich im Prinzip geradeso verhält wie der Sproß, daß sie an ihrer Basis Sprosse, an ihrer Spitze Wurzeln produziert; und auch im Blatt zeigt sich wenigstens sehr häufig die Polarität bei Regenerationsvorgängen, indem die Sprosse auf der morphologischen Oberseite, die Wurzeln vorzugsweise auf

der Unterseite entstehen. Da dieser polare Gegensatz also nur durch Korrelation festgehalten wird, so kann es uns nicht wundern, wenn er in einzelnen Fällen auch wieder verwischt wird, wenn z. B. bei Neottia und Anthurium anscheinend ohne äußere Eingriffe, bei Ophioglossum aber nach Abtrennung der Wurzelenden, der Vegetationspunkt der Wurzel seine Haube abwirft und Blätter produziert. (Lit. bei Goebel 1898/1901, S. 435.)

Die einfachsten Fälle korrelativer Beeinflussung sind quantitativer Natur: ein Organ bestimmt, in welchem Maße sich ein anderes entwickeln kann (Kompensation; Goebel 1884; 1893/95). In den zuletzt angeführten Beispielen aber handelt es sich um Qualitätsänderungen, und für diese sollen noch einige weitere Beispiele angeführt werden. Wir nennen in erster Linie noch Goebels Untersuchungen über die Knospenschuppen (1880). Durch Entfernen der Laubblätter zu geeigneter Jahreszeit kann man die Ausbildung von Knospenschuppen verhindern bezw. deren Anlagen in Laubblätter überführen. Ein volles Verständnis für diesen Vorgang werden wir erst in der nächsten Vorlesung gewinnen. Ihm an die Seite stellen können wir die Umwandlung von unterirdischen Sprossen in Laubsprosse, wie sie z. B. bei der Kartoffel und vielen Rhizomen durch Entfernung der Laubtriebe erzielt werden.

Als weiteres Beispiel für eine tiefgreifende qualitative Korrelation sei das Verhältnis zwischen dem Hauptsproß und den Seitensprossen der Fichte erwähnt. Der Hauptsproß ist radiär gebaut und wächst aufrecht, die Seitensprosse sind dorsiventral und wachsen schief aufwärts. Wird nun der Hauptsproß entfernt, so stellt sich einer (oder manchmal mehrere) der höchsten Seitensprosse möglichst senkrecht und wird radiär. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Dorsiventralität so vieler Seitenzweige und seitlich stehender Blüten ebenfalls durch korrelative Einflüsse der Hauptachse bedingt wird, und es sei daran erinnert, daß die normal dorsiventral gebauten Blüten, z. B. der Orchideen und Scrophulariaceen, wenn sie einmal ausnahmsweise endständig auftreten, gewöhnlich radiär werden (Pelorien).

Wir haben jetzt an den Erscheinungen der Regeneration, die nach Verwundung eintreten, zahlreiche Korrelationen kennen gelernt. Die Regenerationen sind aber nicht die erste und nicht die einzige Folge der Verwundung. Schneidet man ein Blatt ab, so müssen in seinem Blattstiel und dem darunter befindlichen Stengelteil erhebliche Störungen eintreten, und diese führen zu leicht nachweisbaren Reaktionen. Eine solche Reaktion, die im Abwerfen des spreitenlosen Blattstieles, des blattlosen Stengelstumpfes besteht, wurde schon erwähnt. Wenn aber dem Stengel nicht alle Blätter genommen werden, dann liegt kein Grund für ihn vor, abzusterben, dagegen bildet er dann die zu den entfernten Blattorganen führenden Leitungsbahnen nicht aus. Es besteht also eine Beziehung zwischen dem Blatt und der im Stengel verlaufenden Blattspur, die in sehr anschaulicher Weise am Epikotyl von Phaseolus multiflorus studiert werden kann. Entfernt man am ersten Knoten des Epikotyls eines der beiden Primärblätter in früher Jugend und sorgt gleichzeitig für die Entfernung der ganzen Stammspitze (deren Weiterentwicklung den Versuch komplizierter gestalten würde), so sieht man im ganzen Epikotyl, von der Basis bis zur Spitze, auf der einen Seite des Querschnittes die Gefäßteile ganz außerordentlich reduziert, während sie auf der unter dem

Blatt liegenden Hälfte normal ausgebildet werden und auch noch sekundär in die Dicke wachsen (Jost 1891).

Der Erfolg dieses Versuches ist ohne Zweifel nicht durch die Verwundung der Pflanze bedingt, sondern durch Aufhebung der Funktionen, speziell wohl des Wachstums des Blattes. Das geht mit Evidenz daraus hervor, daß man die gleiche Stammstruktur auch dann erzielen kann, wenn man das Blatt nicht wegschneidet, sondern nur durch Eingipsen am weiteren Wachstum hindert. Aber auch in anderen Fällen läßt sich die Entfernung eines Organs ersetzen durch einfache mechanische Wachstumshemmung. So hat z. B. Hering (1896) gezeigt, daß der normalerweise nicht zur Entwicklung gelangende Kotyledon von Streptocarpus ebensowohl durch Abschneiden wie durch Eingipsen des normalen Kotyledons zur Entfaltung gebracht werden kann. Und Winkler konnte die Spreitenregeneration bei Cyclamen auch dann erzielen, wenn er die normale Spreite unverletzt eingipste. Da es sich hier aber anscheinend um ein ausgewachsenes Organ handelt, so kann der Gipsverband nicht wie bei Streptocarpus oder Phaseolus durch Wachstumshemmung gewirkt haben; er muß das Blatt in seiner Funktion gestört haben, und er konnte dementsprechend auch durch einen Ueberzug mit Kollodium oder Schellack ersetzt werden. Wir kommen so zu der Ueberzeugung, die freilich an vielen Punkten noch der experimentellen Bestätigung bedarf, daß Regenerationen nicht nur durch die Entfernung, sondern auch schon durch Inaktivierung eines Organs zustande kommen können. Für die Pflanze mag es auch schwierig sein zu unterscheiden, ob ein Organ entfernt oder nur an der Funktion behindert ist.

Vielfach erfolgt ja ein rasches Abstoßen nichtfunktionierender Organe; für Blattstiele und Stengelstumpfe wurde das schon erwähnt. Aber auch die intakten Laubblätter werden bei empfindlichen Pflanzen, wie z. B. der Mimose, rasch abgeworfen, wenn sie durch Entziehung der Kohlensäure oder durch andauernde Verdunklung an der Assimilation verhindert werden (Voechting 1891, Jost 1895). Freilich sind nicht alle Pflanzen so empfindlich; immergrüne Blätter z. B., die auch in der Natur den ganzen Winter ohne Tätigkeit zu verbringen gewöhnt sind, bleiben auch im Dunkeln monatelang erhalten.

Genau das Gegenteil wie bei den an der Assimilation verhinderten Blättern erzielt man, wenn man Organen, deren Funktionen am Erlöschen sind, und deren Leben sich dementsprechend dem Ende zuneigt, wenn man solchen Organen neue Funktionen überträgt. So konnte Voechting (1887) durch einen besonderen Kunstgriff erzielen, daß die Knollen der Kartoffel, die sonst bei ihrer Keimung ausgesaugt werden und zugrunde gehen, ein Jahr länger am Leben blieben; noch sicherer konnte er (1899) dies bei Oxalis crassicaulis erreichen, einer Pflanze, die in allen wesentlichen Zügen in ihrem Aufbau mit der Kartoffel übereinstimmt. Normalerweise bildet die Knolle bei ihrer unterirdisch erfolgenden Keimung mehrere Laubsprosse aus, die sich an der Basis bewurzeln und nach Erschöpfung der Mutterknolle selbständig werden. Legt man aber die Knolle im Frühjahr nur mit ihrem unteren Ende in den Boden, so bildet sie daselbst Wurzeln aus, während die am oberen Ende entstehenden Laubsprosse wurzellos bleiben. So wird also die Knolle zwischen Sproß und Wurzelsystem eingeschaltet, und sie hat nun nicht nur die bisherige Funktion als Reservestoffbehälter auszuüben, sondern sie dient auch noch der Stoffleitung. Sie

bleibt unter diesen Umständen den ganzen Sommer über am Leben und wächst beträchtlich in die Dicke, und sie erzeugt Zellelemente, die ihr sonst fremd sind, die aber dem normalen Stamm zukommen: große Gefäße, Sklerenchym und Holzparenchym. Gerade wie bei den Regenerationen wirkt auch hier das Bedürfnis nach Elementen der Leitung, der Festigung, der Speicherung als Reiz, der zur Befriedigung des Bedürfnisses führt.

Demselben Autor (Voechting 1899) verdanken wir ferner eine große Reihe von Versuchen, in denen Knollenpflanzen an der Ausbildung ihrer Reservestoffbehälter verhindert wurden. Es ist interessant zu sehen, daß diese Pflanzen ihre Reservestoffe dann in anderen Organen ablagern, und daß diese Organe dadurch eine total veränderte Struktur und Funktion erhalten. Im normalen Leben kommen alle derartige Befähigungen durch Korrelationswirkung nie zur Geltung. Wir führen zwei Beispiele hierfür an. Werden reservestoffbeladene Ausläufer von Oxalis crassicaulis abgeschnitten und im feuchten Raum aufbewahrt, so bilden sie an ihrer Spitze eine normale Knolle. Entfernt man aber alle Vegetationspunkte, so bildet sich trotzdem eine Knolle, entweder durch Vergrößerung der Zellen von 1—2 Internodien, oder gar durch Anschwellung von Niederblättern.[1]) Beide Gebilde sind freilich für die Pflanze bedeutungslos, weil sie weder Knospen besitzen noch erzeugen können. Fast noch plastischer ist Boussingaultia baselloides, die normal unterirdische Stengelknollen erzeugt. Solche Knollen konnten aus jeder beliebigen Laubknospe erzielt werden, wenn ein Stengel als Steckling behandelt und eine Blattachselknospe dem Licht entzogen wurde. Stellt man aber einen Steckling in der Weise her, daß seine in der Erde befindliche Basis knospenfrei ist, so bildet sich aus dem basalen Ende der Achse und aus dem Callus eine mächtige Knolle aus, die jahrelang am Leben bleibt, ohne einen Vegetationspunkt erzeugen zu können. Auf die auch hier zu beobachtenden, weitreichenden histologischen Veränderungen des Stengels wollen wir nicht eingehen. Erwähnt sei aber noch, daß sogar Wurzeln knollig anschwellen, wenn die Pflanze keine Achse besitzt, in der sie ihre Reservestoffe deponieren kann; dies ist der Fall, wenn man Blätter als Stecklinge verwendet. So veränderlich sind freilich nicht alle Pflanzen, doch machen uns Voechtings Untersuchungen noch mit manchen interessanten Vorkommnissen bekannt, die wir nicht mehr besprechen können.

Wir haben jetzt durch einfachen Vergleich, namentlich aber experimentell, durch Entfernung oder durch Funktionshemmung von Organen, Korrelationen festgestellt. Wir reihen eine dritte Methode zur Konstatierung von Korrelationen hier an, die in der Praxis lange bekannt, in die Wissenschaft vorzüglich durch Voechting eingeführt wurde; wir meinen das Transplantieren, die künstliche Verwachsung.

Die einfachsten Verwachsungserscheinungen sind von Voechting (1892) studiert worden. Er entnahm einer Rübe durch geeignete

[1]) Hier erhält also ein fertiges Organ nachträglich noch eine neue Funktion und neue Gestalt. Solche Fälle sind selten. Man vgl. Winkler 1902 (Berichte 20, 500); in dem von ihm beschriebenen Fall der „Umdifferenzierung" sind freilich die Ursachen des Vorganges unbekannt.

Einschnitte ein kubisches Stück und setzte es in der ursprünglichen Lage wieder in die Wundstelle ein. Bei passenden Verbänden erfolgt rasche Einheilung, indem die Zellen, die durch den Schnitt nicht verletzt wurden, alsbald anfangen sich vorzuwölben, zu sprossen (Fig. 99) und da, wo sie aufeinander treffen, miteinander zu verwachsen (Fig. 100 *III*). Auch neue Gefäßbündelverbindungen zwischen dem eingesetzten Stück und dem Gewebe der Rübe werden hergestellt, und nach kurzer Zeit kann man nur an einzelnen Stellen (*gg* in Fig. 100 *I*), wo die Verwachsung unterblieb, überhaupt noch feststellen, daß hier früher eine Trennung bestand. In ähnlicher Weise kann man an einem Zweig ein Rindenfenster ausschneiden und wieder einheilen lassen. Die Verwachsung tritt ein, wenn genügend protoplasmahaltige, wachstumsfähige Zellen vorhanden sind; fehlen diese, wie im älteren Holz, so ist eine Verwachsung unmöglich; sind sie nur an einer bestimmten Stelle, z. B. im Cambium vorhanden, so tritt auch nur eine lokale Verwachsung ein.

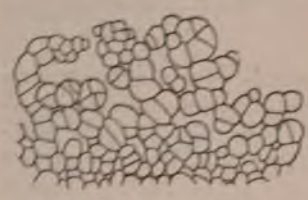


Fig. 99. Calluswucherung an einer Schnittfläche im Innern einer Rübenwurzel. Vergr. 50. Nach Vöchting 1892.

Wird nun aber der ausgeschnittene Teil der Pflanze in anderer Orientierung in den Wundraum eingefügt, wird z. B. oben und unten, oder innen und außen vertauscht, so tritt zwar auch Verwachsung ein; nach kürzerer oder längerer Zeit aber macht sich eine Störung bemerkbar, es bildet sich eine Geschwulst, die in extremen

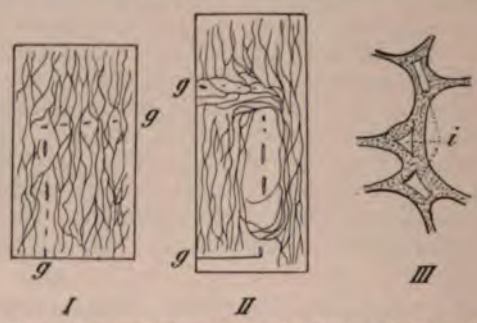


Fig. 100. Verwachsung transplantierter Rübenstücke. *I* Tangentialschnitt durch das linke obere Ende eines normal eingefügten Gewebestückes. Die Grenzen desselben durch Unterbrechungen *gg* angedeutet. Längslinien = Gefäße. Etwa natürl. Größe. *II* ebensolcher Schnitt durch ein longitudinal verkehrt eingesetztes Stück. Gefäßbündelverwachsungen fast nur auf der Längsseite. Etwa natürl. Größe. *III* einzelne Zellen aus der Verwachsungsregion. *i* Interzellularen mit verdickten Wänden. Vergr. ca. 350. Nach Vöchting 1892.

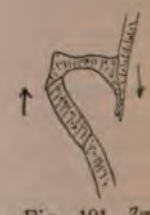


Fig. 101. Zwei Gefäßreihen von Cydonia japonica, die ihre Wurzelpole einander zukehren. Eine gekrümmte Gefäßzelle stellt die Verbindung zwischen ihnen her. Vergr. 120. Nach Vöchting 1892.

Fällen den Tod der Pflanze herbeiführt. Ursache dieser Geschwulst ist die Polarität, die in jeder einzelnen Zelle und nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in radialer Richtung besteht. Vergleicht man Fig. 100 *I*, ein normal eingesetztes Stück der Rübe, mit Fig. 100 *II*, einem verkehrt eingesetzten, so bemerkt man, wie im

letzteren Fall die Gefäßverbindung gestört ist: Die Polarität der Gefäße äußert sich darin, daß ihre „Wurzelpole", die an der oberen Verwachsungsstelle zusammentreffen, sich nicht vereinigen können; die Neubildungen suchen umzubiegen und sich seitlich an alte Gefäße in der Art anzulegen, daß sie gleichsinnig mit diesen orientiert sind. Die Fig. 101 zeigt des näheren die Art der Verbindung der Gefäße, wobei deren Polarität durch Pfeile angedeutet ist. Nicht allen Zellen gelingt aber so der richtige Anschluß; die Störungen durch die abnorme Orientierung dauern fort, und es kommt zu lebhaftem Wachstum, zu einer Geschwulstbildung, wie sie sonst durch Parasiten veranlaßt zu sein pflegt.

Dieselben Erfolge werden erzielt, wenn man ausgeschnittene Gewebe nicht am gleichen Ort wieder anwachsen läßt, von dem sie stammen, sondern wenn man sie an eine andere Stelle bringt. Man kann sie aber auch auf ein anderes Individuum derselben Art, ja sogar vielfach auf eine andere Spezies transplantieren. Von Interesse sind diese Versuche nur dann, wenn das Gewebe, das transplantiert wird, einen Vegetationspunkt aufweist, vor allem, wenn es eine oder mehrere Stammknospen besitzt. Eine Transplantation von knospenführenden Teilen wird in der Gärtnereipraxis außerordentlich häufig ausgeführt, und zwar wird beim „Okulieren" nur eine Knospe, beim „Pfropfen" aber ein kleiner Zweig transplantiert. Den Teil, der transplantiert wird, bezeichnet man als „Reis", den anderen, auf den transplantiert wird, als „Unterlage". Beim Okulieren besteht das „Reis" aus einem schildförmigen Stück Rinde nebst ansitzender Knospe, das sorgfältig vom Holzkörper abgelöst ist, und auf der Unterlage nach Abheben von zwei Rindenflügeln an das Cambium angepreßt wird. Es verwächst Cambium mit Cambium, und darauf treibt die Knospe aus. Von den Pfropfmethoden, deren zahllose existieren, wollen wir nur eine hier anführen, das Pfropfen in den Spalt: die Unterlage wird am Ende der Länge nach gespalten, und in den Spalt wird die keilförmig zugespitzte Basis des Reises eingefügt. In diesem wie im vorigen Fall bedarf es eines guten Verbandes, bis die Vereinigung erzielt ist.

Man kann, wie bemerkt, das Reis auch auf eine andere Spezies transplantieren, doch können nicht beliebige Pflanzen miteinander verwachsen, es ist dazu eine gewisse Verwandtschaft nötig; es geht aber die Verwachsungsfähigkeit keineswegs der systematischen Verwandtschaft parallel. Apfel und Birne z. B. verwachsen schlecht, obwohl sie zur selben Gattung gerechnet werden, dagegen verwächst die Birne mit der Quitte, die man in eine andere Gattung zu stellen pflegt, sehr leicht. Ebenso gedeihen Reiser der Kartoffel auf Datura und Physalis besser als auf manchen Arten der Gattung Solanum. Auf Peireskia aculeata kann man, wie es scheint, alle anderen Cacteen leicht aufpfropfen, während andere Peireskiaarten schlechte Unterlagen sind. Das alles sind Tatsachen, die wir als gegeben hinnehmen müssen; zu erklären sind sie nicht. Das Interesse aber, das wir an dieser Stelle der Transplantation entgegenbringen, liegt in den zahlreichen Korrelationen, die man mit ihrer Hilfe nachweisen kann. Die Wechselbeziehungen zwischen zwei verwachsenen Spezies dürften sich in derselben Weise vollziehen, wie sonst zwischen den Teilen einer Pflanze, denn die Verwachsung ist eine vollkommene, da sogar Strasburger (1901) Protoplasmaverbindungen zwischen Reis und Unterlage feststellen konnte.

Die Einwirkungen, die zwischen Reis und Unterlage nachweisbar sind, können zunächst rein quantitative sein. Es gibt Pflanzen, die sich als Reiser auf einer anderen Spezies üppiger entwickeln als auf ihrer eigenen Art, so Physalis auf Kartoffel, Arabis albida auf Brassica oleracea, Solanum dulcamara auf Lycopersicum. Umgekehrt kann das Wachstum des Reises durch die Unterlage auch gehemmt werden, und da mit der Hemmung des vegetativen Wachstums oft eine Förderung der Blütenbildung Hand in Hand geht, so wird die Transplantation aus diesem Grunde häufig in der Obstbaumzucht angewandt. Birnen z. B., die als Zwergbäume wachsen sollen, werden auf die Quitte, Aepfel werden zum gleichen Zweck auf Malus paradisiaca gepfropft. Mit der Aenderung im Wachstum hängt vielfach eine Veränderung in der Lebensdauer zusammen: die Zwergäpfel, die auf Malus paradisiaca gepfropft sind, werden nur 15—25 Jahre alt, während ein normaler Apfelbaum ca. 200 Jahre erreicht. Pistacia vera wird als Sämling höchstens 150 Jahre, auf P. terebinthus gepfropft 200, auf Pistacia lentiscus 40 Jahre alt; im ersten Fall tritt also Erhöhung, im zweiten Verringerung der Lebensdauer ein. Einjährige Pflanzen können meistens durch Transplantation nicht in mehrjährige verwandelt werden, doch hat Lindemuth (1901) die einjährige Modiola caroliniana, als Unterlage eines Abutilon Thompsoni, $3^1/_2$ Jahre am Leben erhalten, und weitere Erfolge in dieser Richtung sind recht wahrscheinlich.

Wenn wir uns jetzt zu eigentlich qualitativer Beeinflussung wenden, so müssen wir zunächst hervorheben, daß solche in der Regel[1]) nicht so weit geht, daß die spezifischen Eigenschaften der beiden vereinigten Pflanzen eine Aenderung erleiden; auf dieser Erfahrung beruht ja gerade die Verwendung der Transplantation in der gärtnerischen Praxis. Andere Qualitätsänderungen kommen aber vor, sind auch in obigem schon gestreift, wenn erwähnt wurde, daß die Obstbäume durch Transplantation zu reichlicherer Blüte und Fruchtbildung gebracht werden können. Einen sehr interessanten Versuch über qualitative Beeinflussung verdanken wir ferner Voechting (1892). Er hat gezeigt, daß aus Knospen, die von der Basis der Infloreszenz einer Rübe im zweiten Jahr entstammen, vegetative, mit großen Blättern versehene Laubsprosse hervorgingen, wenn sie auf eine einjährige Rübe aufgepfropft wurden, dagegen Infloreszenzen, wenn sie auf eine schon im zweiten Jahre stehende Unterlage gebracht wurden. An ihrem natürlichen Orte belassen, würden diese Knospen, ohne in Tätigkeit zu treten, im Herbst zugrunde gegangen sein, durch die Transplantation sind sie zu neuem Wachstum geführt worden, und die Art desselben hing ganz von der Unterlage ab. Hand in Hand mit der Ausgestaltung stand dann auch die Lebensdauer, die im einen Fall (bei der Infloreszenz) ein Jahr, im anderen dagegen zwei Jahre betrug.

Nicht minder interessant sind einige Versuche von Lindemuth (1901) mit Kartoffeln. Das Kartoffelreis gedeiht auf Datura besonders gut, doch treiben seine direkt über der Unterlage befindlichen Knospen zu horizontalen Luftstolonen aus. In dieser Stolonenbildung macht sich offenbar der Trieb der Pflanze geltend, Reservestoffbehälter auszubilden, die an der Datura-Unterlage nicht entstehen können. Die Daturaunterlage fördert nun aber, vermutlich durch ihre starke Wurzeltätigkeit, lebhaft das vegetative Wachsen, und infolgedessen

[1]) Vgl. Vorlesung 29, S. 466.

werden die Stolonen nicht zu Knollen, sondern zu Laubsprossen. Wird aber das Reis auf eine Unterlage transplantiert, die, wie z. B. Capsicum annuum, ihm ein nur schlechtes Wachtstum ermöglicht, so werden dieselben Knospen, von denen eben die Rede war, ohne Stolonenbildung sofort zu Knollen.

Doch fast zu lange haben wir uns bei Einzelbeispielen zur Illustration von Korrelationen aufgehalten. Wir haben solche zwischen den verschiedensten Teilen der Pflanze kennen gelernt, wobei wir vorzugsweise die groben Glieder (Wurzel, Sproß) ins Auge faßten und nur selten auf die Gewebe und Zellen eingingen. Diese böten indes ebenfalls Stoff genug zur Illustration von Korrelationen, wenn sie auch vielfach nicht experimentell konstatiert sind. Um nur ein Beispiel zu nennen, sei an das Korrespondieren der Tüpfel erinnert, das eine ganz exquisite gegenseitige Beeinflussung dartut.

Wie haben wir uns nun aber die korrelative Beeinflussung vorzustellen? Das ist die Frage, der wir uns zum Schlusse noch zuwenden müssen. In gewissen einfachen Fällen wird man die Korrelationen durch Ernährungseinflüsse erklären wollen. Wenn von vielen vorhandenen Knospen nur wenige auswachsen, so kann man aber nicht behaupten, das Nichtauswachsen sei eine direkte Folge schlechter Ernährung, denn soviel Nährstoffe sind immer da, daß alle Knospen anfangen könnten zu wachsen. Das wäre indes für die Pflanze äußerst unzweckmäßig. Offenbar ist hier eine Anpassung eingetreten derart, daß bei schwacher Ernährung gar kein Wachstum beginnt; die Menge der Nährstoffe muß also einen Reiz ausüben, über den wir Näheres nicht wissen. In verwickelteren Fällen von Korrelation, wie z. B. bei dem oben (S. 403) erwähnten Zusammenhang zwischen Blatt und Blattspur, kommt man aber ohnedies über die Annahme komplizierter Reize nicht hinweg, ohne daß es übrigens gelingt, mit Sicherheit die Natur des Reizes festzustellen. Es dürfte sich empfehlen, diesen Fall etwas näher ins Auge zu fassen und zu untersuchen, wie der Reiz beschaffen sein muß, der vom Blatt auf das nächst untere Internodium ausgeübt wird. Da ist zunächst einmal leicht festzustellen, daß die Förderung der Gefäßbündel ganz unabhängig von der Assimilation und der mit ihr zusammenhängenden Ernährung ist; denn der Versuch hat am Licht wie im Dunkeln den gleichen Erfolg. Man könnte dann weiter vermuten, das Funktionieren der Gefäßbündel auf der Blattseite, das Passieren von Wasser durch den Gefäßteil, von plastischen organischen Stoffen durch den Siebteil, gebe hier den Reiz ab, auf den das Dickenwachstum erfolge (de Vries 1891). Zweifellos spielen solche „funktionelle Reize“ in der Ontogenese eine gewisse Rolle, im vorliegenden Falle aber haben sie jedenfalls nicht die Bedeutung eines maßgebenden Faktors. Man kann nach

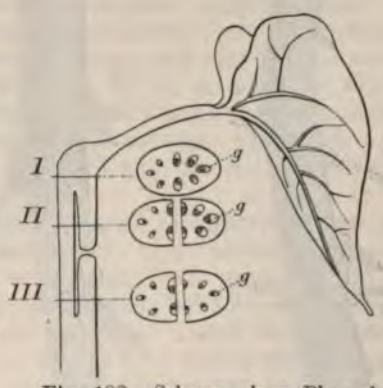


Fig. 102. Schema einer Phaseoluspflanze, an der nur ein Primärblatt sich entfalten durfte. *I—III* Querschnitte in verschiedener Höhe. *g* Gefäßbündel.

Art der Fig. 102 das Epikotyl von Phaseolus durch einen Längsschnitt spalten und die eine zum Blatt gehörende Längshälfte dann quer durchschneiden; dann werden die vom Blatte abwärts verlaufenden Gefäßbündel ebenso gut entwickelt wie in dem früher beschriebenen Versuch, obwohl nun in ihnen oder in ihrer Nähe nicht mehr der Nährstoffstrom fließt, der aus den Kotyledonen kommt (Jost 1893). Demnach handelt es sich hier um Beeinflussungen ganz besonderer Art, um eine Reizwirkung, die von dem wachsenden Organ ausgeht und sich abwärts fortpflanzt. Ob dabei aber etwa bestimmte Stoffe von dem Blatt ausgehen, der Reiz also ein chemischer ist, das läßt sich nicht sagen. Die Aehnlichkeit zwischen dem Einfluß des wachsenden Blattes und einem sich entwickelnden Gallinsekt ist aber unverkennbar, und diese Aehnlichkeit würde ja dafür sprechen, daß es sich um chemische Reizung handelt. Zweifellos kommen derartige Reizwirkungen, wie wir sie bei Phaseolus kennen gelernt haben, häufig vor, und speziell tritt in sehr vielen Fällen eine Beziehung zwischen dem Dickenwachstum des Hauptstammes und der Entfaltung von Seitenorganen klar hervor, eine Beziehung, die, wenn sie auch kausal nicht aufgeklärt ist, doch in ihrer biologischen Bedeutung leicht verständlich erscheint.

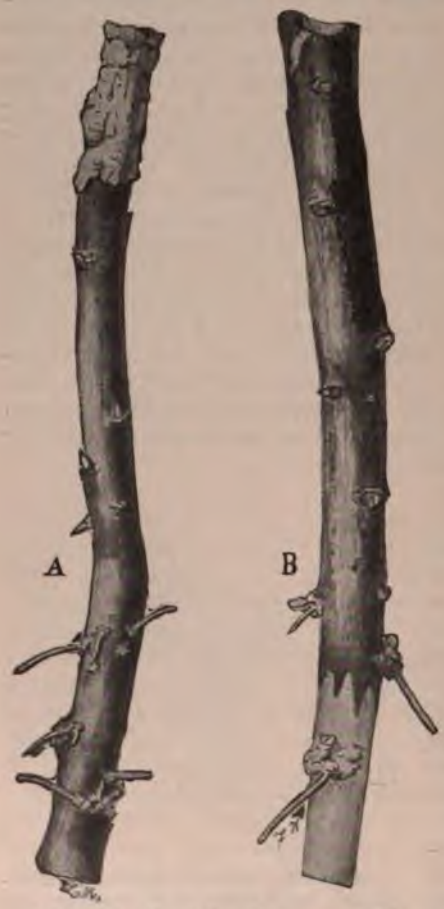


Fig. 103. Zwei Stecklinge von Salix pentandra, am apikalen Ende vom Kork befreit, mit dem unteren Ende in Wasser tauchend, bei ca. 25° sehr feucht kultiviert. *A* in normaler Lage: oben Callus, unten Wurzeln. *B* in inverser Lage: unten (an der Spitze) Wurzeln.

Auch bei den Erscheinungen der Regeneration hat man sich bemüht, die leicht zu konstatierenden Korrelationen kausal aufzuhellen. Eine kausale Aufhellung liegt natürlich nicht vor, wenn wir die Zweckmäßigkeit der Regeneration konstatieren, oder wenn wir bei ihr die „Tendenz der Vervollständigung des Körpers" finden. Dagegen kommen wir einem kausalen Verständnis näher, wenn wir feststellen (vgl. oben S. 404), daß die Funktionshemmung eines Organes gerade so zur Regeneration führen kann, wie seine vollständige Entfernung. Einen wesentlichen Fortschritt auf diesem Gebiete bedeuten zwei Arbeiten neueren Datums von Goebel (1903) und Klebs (1903), auf die hiermit verwiesen sei. Wir heben aus der Klebsschen Arbeit nur einen wichtigen Punkt heraus. Klebs stellt

sich auf den Standpunkt — der für den Naturforscher keiner weiteren Begründung bedarf —, daß jedes Organ, das an der Pflanze angelegt ist, auch austreiben muß, wenn alle Bedingungen für sein Wachstum erfüllt sind. Als eine wesentliche Bedingung für das Wurzelwachstum betrachtet er einen gewissen Wasserreichtum der Pflanze; wenn nun ein abgeschnittener Weidenzweig durch Ausbildung von Wurzeln sich zu einer ganzen Pflanze regeneriert, so liegt das nach KLEBS nur daran, daß jetzt mehr Wasser zu den Wurzelanlagen kommt. Dementsprechend kann man also auch am Weidenzweig, der mit der Pflanze in Verbindung bleibt, an jeder beliebigen Stelle Wurzeln zum Austreiben veranlassen, wenn man durch Entfernung des Korkes dem Wasser genügend Zutritt zu deren Anlagen verschafft. So gelang es KLEBS sogar an der Spitze eines Weidenzweiges Wurzeln zu erzielen (Fig. 103), während bisher eine derartige Ueberwindung der inneren Polarität nicht gelungen war.

Es ist möglich, daß auch die korrelative Hemmung vieler Knospen durch die Hautknospen darauf beruht, daß diese ihnen zuviel Wasser entziehen (vgl. WIESNER 1889). Doch dürfte es wahrscheinlicher sein, hierbei nicht nur an das Wasser zu denken, sondern ganz allgemein die Ursachen derartiger Korrelationen in stofflichen Beziehungen zu suchen. Viel schwieriger wird die Sache, wenn es sich um tiefgreifende, qualitative Veränderungen handelt; auf eine Diskussion ihrer Ursachen kommen wir noch in der nächsten Vorlesung zu sprechen.

Aus den Untersuchungen GOEBELS (1903) möchten wir noch hervorheben, daß er die Bestimmung des Ortes der Neubildungen nicht auf die in ihrem Wesen noch recht unverständliche Polarität zurückführen möchte; nach ihm spielt hierbei vielmehr die Richtung der Stoffwanderung eine maßgebende Rolle. Die Wurzel und der Stamm regenerieren vorzugsweise an der Spitze, also an den Stellen, nach welchen der Strom plastischer Stoffe gewöhnlich gerichtet ist; das Blatt aber mit normal basalwärts laufendem Strom von Assimilaten regeneriert auch an der Basis. Zur Bekräftigung seiner Ansicht hat GOEBEL eine Reihe von interessanten Versuchen angestellt, und es dürften in Zukunft manche andere Experimente hier anknüpfen. Doch sind auch jetzt schon Tatsachen bekannt, die sich mit GOEBELS Auffassung nicht vertragen. So entstehen z. B. in gleicher Weise basale Neubildungen am Blatt und am Blütenstiel von Achimenes, wenn diese als Stecklinge behandelt werden; und doch verhalten sich diese Organe bezüglich der Richtung der Stoffwanderung verschieden (HANSEN 1881).

Wenn wir also nach alle dem dazu neigen, die Korrelationen als stoffliche Beeinflussungen irgendwelcher Art aufzufassen, so möchten wir doch durchaus nicht behaupten, daß mechanische Beeinflussungen ausgeschlossen seien; wenigstens bei solchen Organen, die einander berühren, sind sie wohl möglich. Dabei ist zu unterscheiden zwischen einer rein mechanischen Druckwirkung und einem Reizerfolg, wie wir ihn im vorigen Kapitel auf Druck, Kontakt etc. eintreten sahen. Jedenfalls ist hier der Ort, noch einige Worte von den gegenseitigen mechanischen Beeinflussungen der Organe zu sprechen.

Sehr häufig begegnet man bei der normalen Entwicklung der Pflanze Druckwirkungen am Vegetationspunkt, wenn die jugendlichen Organe ein stärkeres Wachstumsbestreben haben, als dem durch die

Knospenschuppen oder, allgemeiner gesagt, die äußeren Blattgebilde einem geengten Raum entspricht. Manche eigenartige „Knospenlagen" verdanken zwar ausschließlich inneren Ursachen ihre Entstehung, andere aber sind durch die Raumverhältnisse bedingt. Die in „zerknitterter" Knospenlage befindlichen Blumenblätter von Papaver z. B. breiten sich flach aus, wenn der Kelch entfernt wird, um nach Anbringung einer Gipsumhüllung, also eines künstlichen Kelches, abermals zerknittert zu werden (Arnoldi 1900). Auf derartige unbedeutende und meist auch vorübergehende Wirkungen beschränkt sich aber der gegenseitige Druck der Organe am Vegetationspunkt; selten, daß noch am erwachsenen Organ, wie an den Blättern der Agave Eindrücke anderer Blätter zu sehen sind. Es kann, wie schon Hofmeister (1868, S. 638) bemerkte, kein Beispiel genannt werden, das dartäte, daß durch mechanische Einflüsse die Gestaltung eines Organs in wesentlicher Weise beeinflußt würde. Und was von der Gestaltung gilt, das gilt erst recht von der Stellung. Wir haben eine „mechanische" Theorie der Blattstellung, die von Schwendener (1878) begründet und von seinen Schülern weiter entwickelt wurde; sie behauptet, daß „mechanische" Verhältnisse, vor allen Dingen die Verteilung des Druckes im Vegetationspunkt, den Anlageort neuer Organe bedinge, und daß ferner die bestehenden Organe durch gegenseitigen Druck ihre Stellung zueinander ändern sollen. Solche Stellungsänderungen, wie sie Schwendener erklären will, sind aber nirgends beobachtet, und sie wären auch schlechterdings unverständlich (Schwendener 1883 u. ff., Schumann 1899, Jost 1899 u. ff.).

Für die Behauptungen aber über die Abhängigkeit der ersten Anlage der Organe vom Druck fehlen die Beweise noch durchaus. In einzelnen Fällen, z. B. bei der Organbildung an Achselknospen, scheint uns die „mechanische Theorie", wenn auch nicht bewiesen, so doch einfach und klar; denn an der Achselknospe könnte durch Tragblatt und Achse vielfach ein Druck auf die vordere und hintere Seite des Vegetationspunktes ausgeübt werden, und wenn die neuen Blätter an Punkten geringsten Druckes entstehen, so müssen sie hier in der Tat an den Flanken auftreten. Unklar und durchaus nicht „mechanisch" sind aber die Verhältnisse an jedem beliebigen, schon mit einigen Blattanlagen besetzten Vegetationspunkt. Ueber die Verteilung der Drucke an dem Kegel oberhalb der jüngsten Blattanlagen wissen wir gar nichts. Neuerdings hat denn auch Leisering (1902), ein Schüler Schwendeners, direkt zugegeben, daß in diesen Fällen ein äußerer Druck auf den Vegetationspunkt fehle. Wenn dann Leisering seine Zuflucht zu inneren Spannungen nimmt, die durch die Basis des sich vorwölbenden Blattes bedingt sein sollen, so begibt sich damit die Theorie in eine Stellung, bei der die Wissenschaft dem Glauben das Feld räumt. Zu einer ausführlichen Würdigung der „mechanischen Theorie" ist hier nicht der Ort. (Man vgl. Schwendener 1883 u. ff., Voechting 1894 u. 1902, Winkler 1901 u. 1903.) Es sollte nur hervorgehoben werden, daß unserer Meinung nach dem Druck keine maßgebende Bedeutung für die Stellung der Organe zukommt.

Auch in den Fällen, wo der Annahme eines solchen Druckes auf den Vegetationspunkt nichts entgegensteht, wie an den Achselknospen, bleibt es doch immer willkürlich, diesen Druck als allein maßgebend zu betrachten und alle anderen Beziehungen der Organe, die doch nach Analogie der zahlreichen Beispiele von Korrelationen

bestehen müssen, zu ignorieren. Es kommt dazu, daß in nicht wenigen Fällen die gleichen Stellungen von Seitenorganen beobachtet werden konnten, wenn diese in weiter Entfernung von den nächst älteren Organen auftraten, wenn also der „Kontakt" fehlte (vgl. z. B. Fig. 65, S. 334) und damit auch Leiserings innere Spannungen nicht vorhanden sein konnten. Wenn aber in sicher konstatierten Beispielen der Kontakt keine Rolle spielt, so liegt die Vermutung, daß ihm in den anderen auch keine Rolle zukomme, nur zu nahe.

Uebrigens wird die Stellung der Organe nicht immer durch die Nachbarorgane bestimmt; für die Anordnung der Seitenwurzeln sind bekanntlich innere, anatomische Strukturen maßgebend. Es ist zu vermuten, daß auch am Vegetationspunkt des Sprosses, speziell der Blüten, gelegentlich ähnliche Dinge vorkommen; bei Campanula medium z. B. richtet sich die Orientierung der Karpelle ausschließlich nach dem Kelch; je nach der Anzahl von Wirteln, die zwischen Kelch und ihnen eingeschaltet sind, alternieren sie also mit den Staubgefäßen, oder sie stehen vor diesem (man vgl. Eichler, Blütendiagramme I, 295). Wie nun aber den Karpellen die Stellung der Kelchblätter „zur Kenntnis" kommt, das wissen wir nicht.

Es macht den Eindruck, als ob die mechanische Theorie zunächst eine „rein mechanische" sein wollte, und erst in der neusten Publikation Leiserings tritt die Möglichkeit einer Reizwirkung des vermuteten Druckes etwas deutlicher hervor. Daß solche Wirkungen bestehen können, wird niemand leugnen wollen, doch fehlt der Beweis für die Existenz derselben am Vegetationspunkt noch vollkommen. Wenn wir die mechanische Theorie der Blattstellung ablehnen, so müssen wir zugeben, daß wir etwas Besseres nicht an ihre Stelle zu setzen haben. Denn mit der allgemeinen Einsicht, daß es sich auch bei der Stellung der Organe um Korrelationen handelt, ist nicht viel gewonnen. Allenfalls ließe sich darauf hinweisen, daß auch sonst in der Pflanze eigenartige regelmäßige Anordnungen von Organen vorkommen, die ebenfalls auf Korrelation beruhen müssen. Man denke z. B. an die Verteilung der Gefäßgruppen im Wurzelquerschnitt, an die Verteilung von Sklerenchym und Assimilationsgewebe in der Peripherie des Stammes. Das sind ja keine ein für allemal erblich gegebenen Strukturen, sondern sie sind in hohem Grad veränderlich. Zweifellos ist jede Zelle in der Peripherie des Wurzelzentralzylinders zur Gefäßbildung ebenso befähigt, wie jede Zelle unterhalb des Vegetationspunktes zur Blattbildung geeignet ist; trotzdem werden nur bestimmte in regelmäßigen Abständen voneinander stehende Zellen zu Gefäßen, und nur bestimmte Stellen des Vegetationspunktes werden zu Blättern.

Die Beziehungen der Teile zueinander und zum Ganzen bestimmen also den Entwicklungsgang jedes einzelnen Pflanzenorgans, derselbe ist nicht von vornherein determiniert — das ist die Quintessenz unserer Besprechung der Korrelationen.

Es wurde beim Beginn der heutigen Vorlesung bemerkt, daß die Korrelationserscheinungen als innere oder als äußere Faktoren der pflanzlichen Gestaltung betrachtet werden können. Bei einer komplizierten Pflanze gibt es direkte äußere Einwirkungen auf die wachsenden Teile, wenigstens auf die Vegetationspunkte des Sprosses überhaupt kaum; das Licht, die Wärme, chemische und physikalische

Einflüsse der stofflichen Umgebung treffen nie den Vegetationspunkt selbst. Am Vegetationspunkt oder in dessen nächster Nähe wird aber stets die Entscheidung getroffen, was aus einem Organ wird. Wenn also äußere Faktoren an dieser Entscheidung beteiligt sind, so kann das immer nur indirekt unter dem Einfluß der benachbarten älteren Teile geschehen, es sind also immer Korrelationen mit im Spiel.

Ob nun aber die äußeren Faktoren direkt oder nur durch Vermittlung älterer Teile auf den sich gestaltenden Teil einwirken, jedenfalls führen sie stets zu Auslösungen, sie sind nie das Gestaltende selbst. Das Gestaltende liegt in der Pflanze oder, besser gesagt, im eigentlichen Protoplasma. Dieses bringt es mit sich, daß die Pflanzen eine Zellenstruktur haben, daß die Pflanzen Vegetationspunkte, Blätter, Sprosse, Wurzeln etc. ausbilden. Das Protoplasma ist auch dafür verantwortlich zu machen, daß die genannten Organe bei den verschiedenen Spezies verschieden ausfallen. Wenn wir also schwankend sein konnten, ob wir die Korrelationen den inneren Ursachen der Gestaltung zurechnen sollen oder nicht, so wissen wir ganz genau, daß alles das, was eben als vom Protoplasma ausgehend angeführt wurde, den inneren, ja den innersten Ursachen organischer Gestaltung entspringt. Auf diesem Gebiete liegen die wahren Rätsel der Entwicklungsphysiologie, in die uns auch jeder Einblick noch völlig verschlossen ist. Es ist gut, sich zu vergegenwärtigen, daß mit der Konstatierung einer äußeren Ursache der Entwicklung nicht mehr an Einsicht gewonnen ist, als wenn wir bei einer komplizierten Dampfmaschine wissen, wer das Ventil geöffnet hat. Da wir durch eine solche Kenntnis keinerlei Einsicht in den Gang der Maschine gewinnen, so sollte man auch die bescheidenen Anfänge der Entwicklungsphysiologie nicht als „Entwicklungsmechanik" bezeichnen.

Vor kurzem hat G. Klebs (1903) die Ursachen der pflanzlichen Gestalt in drei Kategorien gebracht: er unterscheidet äußere Bedingungen und innere Bedingungen des Geschehens, trennt aber von diesen letzteren die „spezifische Struktur", also das, was wir „als vom Plasma ausgehend" bezeichneten. Die spezifische Struktur ist etwas Konstantes für den einzelnen Organismus, von ihr hängt ab, was er alles leisten kann. Die Außenwelt wirkt niemals auf die spezifische Struktur direkt ein, sondern immer nur auf die inneren Bedingungen, also auf die Quantität und Qualität der in der Zelle vorhandenen Stoffe, auf die physikalischen Eigenschaften des Plasmas, der Vakuole, der Zellhaut etc.; erst diese inneren Bedingungen des Geschehens beeinflussen dann die spezifische Struktur. Die inneren Bedingungen sind der Untersuchung bis zu einem gewissen Grade zugänglich, doch sind die Erfolge ihrer Erforschung noch geringe.

So überzeugend die Ausführungen von Klebs auch im Prinzip sind, so haben wir doch Schwierigkeiten darin gefunden, im Einzelfall zu entscheiden, was von den inneren Bedingungen, was von der spezifischen Struktur herrührt, und wir haben in den folgenden Vorlesungen, die zudem vor dem Erscheinen der Klebsschen Arbeit niedergeschrieben sind, nur zwischen inneren und äußeren Faktoren der Entwicklung unterschieden; zur Trennung beider dient uns ein scharfes, aber freilich recht äußerliches Kriterium: die äußeren Ursachen sind solche, die sich auf Wirkungen der Schwere, des Lichtes etc. zurückführen lassen, innere dagegen solche, bei denen eine direkte Abhängigkeit von der Außenwelt nicht zu konstatieren ist.

Literatur zu Vorlesung 26.

Arnoldi. 1900. Flora **87**, 440.
Berthold. 1882. Jahrb. wiss. Bot. **13**, 569.
Goebel. 1880. Bot. Ztg. **38**.
— 1884. Die gegenseit. Bez. d. Pflanzenorgane. Berlin.
— 1893/95. Flora **77**, 38 u. **81**, 195.
— 1898/1901. Organographie. Jena.
— 1903. Biol. Centralbl. **22**, 385.
Hansen. 1881. Abhdl. d. Senkenbergschen Gesellsch. **12**.
Hering. 1896. Jahrb. wiss. Botanik **29**, 132.
Hildebrand. 1898. Die Gattung Cyclamen. Jena.
Hofmeister. 1868. Allg. Morphologie. Leipzig.
Jost. 1891. Bot. Ztg. **49**, 485.
— 1893. Bot. Ztg. **51**, 89.
— 1895. Jahrb. wiss. Botanik **27**, 403.
— 1899/1902. Bot. Ztg. **57**, 193; **60**, 21; **60**, II, 225.
Klebs. 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.
Leisering. 1902 a. Flora **90**, 378.
— 1902 b. Jahrb. wiss. Bot. **37**, 421.
— 1902 c. Ber. D. bot. Ges. **20**, 613.
Lindemuth. 1901. Ber. D. bot. Ges. **19**, 515.
Peters. 1897. B. z. K. d. Wundheilung bei Helianthus. Diss. Göttingen.
Schumann. 1899. Morphologische Studien. Leipzig. S. 238.
Schwendener. 1878. Mechan. Theorie d. Blattstellungen.
— 1883 ff. Sitzungsberichte d. Berliner Akad. 1883, 1895, 1899, 1900, 1901 u. Ber. D. bot. Ges. **20**, 249.
Strasburger. 1901. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 493.
Voechting. 1878. Organbildung. Bonn.
— 1885. Jahrb. wiss. Bot. **16**, 367.
— 1887. Bibl. botan., Heft 4.
— 1891. Botan. Ztg. **49**, 113.
— 1892. Ueb. Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.
— 1894. Jahrb. wiss. Bot. **26**, 438.
— 1899. Jahrb. wiss. Bot. **34**, 1.
— 1902. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 83.
de Vries. 1891. Jahrb. wiss. Bot. **22**, 35.
Wiesner. 1889. Bot. Ztg. **47**, 1.
Winkler. 1901. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 1.
— 1902. Ber. D. bot. Ges. **20**, 81.
— 1903. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 501.

Vorlesung 27.

Die Periodizität in der Entwicklung I.[1])

Der Entwicklungsgang der Organismen vollzieht sich nicht in ewig gleicher Tätigkeit, in andauernd gleichem Wachstum. Besteht eine Pflanze etwa aus einer kugligen Zelle, so kann diese doch nur bis zu einer spezifischen Größe heranwachsen; ein gleichmäßig fortgesetztes Flächenwachstum unter Beibehaltung der Kugelgestalt wäre vollkommen unmöglich. Bei den einfachsten Organismen pflegt auf ein gewisses Wachstum eine Zellteilung zu folgen, und damit sind dann zwei Elementarorganismen konstituiert, deren jeder in derselben Weise wie der Mutterorganismus sich weiter entwickelt. Es folgen also in regelmäßiger Periodizität Wachstum und Teilung aufeinander.

[1]) Die sehr wichtigen Ausführungen von Klebs (1903, Abschnitt VI) konnten leider nicht mehr aufgenommen werden.

Aber selbst die Pflanzen, die für gewöhnlich keine Zellteilungen erfahren (z. B. die Siphoneen), wachsen nicht gleichförmig in einer Richtung weiter, sondern sie bilden von Zeit zu Zeit Auszweigungen. Je komplizierter aber der Organismus ist, desto mehr springen periodische Aenderungen in seiner Entwicklungstätigkeit in die Augen, die bald aus mehr oder weniger erkennbaren äußeren Ursachen, bald aus rein inneren Konstellationen entspringen. Eine der auffallendsten derartigen Aenderungen besteht darin, daß bei manchen Pflanzen nach einiger Zeit ein Teil des Organismus abstirbt und meist nur ein kleines Bruchstück am Leben bleibt und die Entwicklung fortsetzt. Nicht minder beachtenswert ist die Erscheinung, daß die Entwicklung oft für Wochen, Monate oder noch länger ganz stille steht, ohne daß die Entwicklungsfähigkeit damit vernichtet wäre. Die damit angedeuteten drei Zustände: Ruhe, Tätigkeit, Tod sind für den Organismus im höchsten Grade charakteristisch, und wir werden deshalb ihnen und anderen „periodischen" Erscheinungen die heutige Vorlesung ausschließlich zu widmen haben.

Wir treffen freilich nicht zum erstenmal auf diese Fragen, denn wir haben schon bei anderer Gelegenheit gesehen, daß unter ungünstigen äußeren Verhältnissen, z. B. bei zu hoher und zu niedriger Temperatur oder bei Wasserentziehung, zunächst Entwicklungsstillstand, dann Tod erfolgt. Eine Wasserentziehung aber, die eine Entwicklung unmöglich macht, trifft in manchen Klimaten die Pflanzen in regelmäßigen Zeiträumen, und auch bei uns werden wenigstens gewisse Pflanzen periodisch von ihr betroffen; ebenso ist es mit der Kälte, der unsere einheimische Vegetation alljährlich im Winter ausgesetzt ist. Man wird erwarten dürfen, daß die Pflanzen sich in irgend einer Weise an diese ungünstigen Verhältnisse angepaßt haben, um sie ohne dauernde Schädigung überstehen zu können. In der Tat haben wir eine solche Anpassungsfähigkeit an Austrocknung bei den Flechten und Moosen vorgefunden, die bei einer spezifisch verschiedenen Wasserentziehung am Leben bleiben, während die Laubblätter oder Wurzeln der höheren Pflanze bei dem gleichen Wasserverlust zugrunde gehen. Bei dieser sind es aber wieder die Samen und die Sporen, die aus inneren Ursachen sich vom übrigen Körper loslösen, sich so der Wasserversorgung entziehen und austrocknen; im lufttrockenen Zustande, ja selbst bei noch geringerem Wassergehalt, können sie dann lange Zeit verbleiben. Es ist klar, wir können einen Samen in lufttrockenem Zustand nicht als tot bezeichnen, denn er bleibt so unter Umständen viele Jahre lang entwicklungsfähig. Aber es erhebt sich da doch die Frage, ob diese Ruhe eine wirkliche und absolute oder nur eine scheinbare ist. Ist der Same einer Uhr zu vergleichen, die aufgezogen ist, aber des Anstoßes an das Pendel bedarf, um zu gehen? Oder ist die Ruhe keine wirkliche, finden auch im trockenen Samen Lebensäußerungen statt, die nur so wenig intensiv sind, daß sie nicht beachtet wurden? Vor allem wird man fragen, wie es sich mit der Atmung verhält, also dem Prozeß, der in der tätigen Pflanze unentbehrlich ist. Hält sie auch im trockenen Samen, in vielleicht nur stark vermindertem Grade an? Diese Frage ist oft gestellt, aber sie kann auch nach der neuesten, sorgfältigen Bearbeitung, die sie durch Kolkwitz (1901) erfahren hat, nicht als gelöst gelten. Kolkwitzs Versuche, die an der Gerste ausgeführt sind, zeigen in deutlichster Weise, von wie großem Einfluß der

Wassergehalt der Samen auf ihre Atmung ist, denn 1 kg Gerste schied in 24 Stunden bei Zimmertemperatur

bei einem Wassergehalt von:	Kohlensäure aus in mmg:
19—20 Proz.	3,59
14—15 „	1,4
10—12 „	0,35

Da nun 20 Proz. Wasser in frisch geernteter, 10—12 Proz. in lufttrockener Gerste enthalten sind, so wird man sagen müssen, die Atmung nimmt mit dem Austrocknen rapid ab und erreicht im lufttrockenen Samen einen Wert, der praktisch gleich Null ist; denn erst in etwa 100 Jahren würde 1 Proz. des Samengewichtes veratmet sein (vgl. die Angaben auf S. 232). Freilich kann man die Kohlensäureausscheidung durch Erhöhung der Temperatur auch im trockenen Samen beschleunigen; Kolkwitz erhielt bei 50° schon 15 mg Kohlensäure aus dem Kilo Gerste von 10—12 Proz. Wassergehalt. Trotzdem wird man aber kaum fehl gehen, wenn man aus seinen Versuchen den Schluß zieht, daß die Atmung zur Erhaltung der Lebensfähigkeit nicht nötig ist, denn viele Samen können unbeschadet ihrer Keimfähigkeit eine viel weiter gehende Eintrocknung ertragen, und bei dieser muß ja dann offenbar die Atmung unmeßbar klein werden. Dann kann man ihr aber unmöglich noch eine physiologische Bedeutung zusprechen wollen. Der Gerste kann man leicht das Wasser bis auf 3 Proz., 2 Proz., 1 Proz. entziehen, und Schröder (1886) gibt an, daß Gerste mit nur 2 Proz. Wasser nach 11 bis 12 Wochen noch gut keimte. An ein Generalisieren dieser Resultate kann freilich nicht gedacht werden, und es ist wahrscheinlich, daß erneute Versuche uns auch mit Samen bekannt machen, deren Keimfähigkeit mit dem Erlöschen der Atmung aufhört.

Die Samen vom Typus der Gramineen, die also weitgehende Austrocknung ertragen, behalten aber alle ihre Keimfähigkeit nur eine beschränkte Anzahl von Jahren, und solche, die sie 50 oder mehr Jahre bewahren, dürften jedenfalls zu den Ausnahmen gehören. Womit bei ihnen das endliche Aufhören der Keimfähigkeit zusammenhängt, ist nicht festgestellt; wenn man aber bedenkt, daß für gewisse Reserveeiweißstoffe im trocken liegenden Samen eine allmähliche Veränderung konstatiert ist, die sich in der Abnahme ihrer Löslichkeit äußert, so kann man begreifen, daß auch spezifische Protoplasmastoffe sich mit der Zeit so verändern, daß sie funktionsunfähig werden. Jedenfalls ist es ganz ausgeschlossen, daß der Tod der ruhenden Samen durch Veratmung der Reservestoffe herbeigeführt wird.

Aber nicht nur zur Erklärung des schließlich eintretenden Todes trockener Samen müssen wir von der Atmung unabhängige chemische Umsetzungen im Innern des Samens annehmen; zu der gleichen Annahme nötigt uns auch die Tatsache, daß manche Samen unmittelbar nach der Reife nicht keimfähig sind und erst nach einer gewissen Ruheperiode entwicklungsfähig werden.

So keimen nach Kienitz (1880) die Samen der Esche, Hainbuche und Zirbel erst im Jahr nach der Reife, und von anderen Pflanzen ist bekannt geworden (Winkler 1883), daß die einzelnen Samenkörner sich individuell verschieden verhalten; Euphorbia cyparissias keimt z. B. im Laufe von 4—7 Jahren. Ist nun auch festgestellt, daß diese Verschiedenheiten z. T. auf einer ungleichen Permeabilität der Samenschale für Wasser beruhen, so wissen wir doch nichts Näheres darüber,

was die imbibierten Samen (Wiesner 1902, S. 55) am Auskeimen hindert, und wir können höchstens aus dem später zu besprechenden Verhalten der ruhenden vegetativen Knospen Analogieschlüsse ziehen. Zweifellos aber spielen beim Beginn und beim Aufhören der Ruheperiode solcher Samen innere Faktoren die Hauptrolle, während die Ruhezeit der Flechten und Moose nur von den äußeren Lebensbedingungen abhängt.

Hat ein Same die zur Keimung nötigen äußeren und inneren Bedingungen gefunden, so treten an der aus ihm hervorgegangenen Pflanze mancherlei periodische Erscheinungen auf, die teils autonomer Natur sind, teils auch offenbare Beziehungen zur Außenwelt zeigen, z. B. wenn ihr Rhythmus ein täglicher oder ein jährlicher ist.

So kann man vielfach eine tägliche Periode des Längenwachstums konstatieren; eine solche erscheint begreiflich, wenn man bedenkt, daß gewisse äußere, das Wachstum stark beeinflussende Faktoren in regelmäßigem Wechsel die Pflanze treffen; wir konstatieren einen täglichen Wechsel in der Beleuchtung, der Wärme und der Luftfeuchtigkeit. Diese Faktoren wirken aber so ungleichartig und z. T. gerade entgegengesetzt, daß man den Erfolg ihrer gemeinsamen Einwirkung nicht im voraus übersehen kann. Und selbst wenn wir die Luftfeuchtigkeit, deren Zunahme im allgemeinen das Wachstum fördert, ganz außer Betracht lassen und uns auf Licht und Wärme beschränken, so kann deren Wechsel doch einen ganz verschiedenen Erfolg haben; die Pflanze kann, kurz gesagt, am Tage oder bei Nacht schneller wachsen. Im Hochsommer wird z. B. eine hohe Tagestemperatur, die sich dem Maximum nähert, im Verein mit dem Licht das Wachstum hemmen, und am Abend kann dann eine Wachstumssteigerung nicht nur durch die Verdunklung, sondern auch durch eine Abkühlung eintreten, die die Temperatur dem Optimum nähert. Umgekehrt wird im Frühjahr die starke nächtliche Abkühlung das Wachstum eventuell so einschränken, daß das Maximum des Zuwachses auf den Tag fällt, an dem dieser Erfolg durch die höhere Temperatur, trotz der hemmenden Lichtwirkung zustande kommt.

Für die experimentelle Behandlung der Frage muß natürlich der Untersuchung der Einwirkung zweier Variabeln die einer einzigen voraus gehen. Versuche in dieser Richtung liegen namentlich von Sachs (1872) und Godlewski (1889, 1890) vor, die bei konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit, die Wirkung des reinen Beleuchtungswechsels studierten. Sachs (1872) fand, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der Stengel am frühen Morgen nach Sonnenaufgang täglich ein Maximum erreicht, daß darauf die stündliche Verlängerung im Laufe des Tages bis zum Abend hin abnimmt, um mit eintretender Dunkelheit, oft schon vor Sonnenuntergang, wieder an Geschwindigkeit zuzunehmen; die Zunahme des Wachstums dauert dann bis nach Sonnenaufgang, wo wieder das Maximum erreicht ist. Dieser Gang des Wachstums schien leicht verständlich, wenn man annahm, die retardierende Lichtwirkung steigere sich im Laufe des Tages, und ebenso auch die Wirkung der Lichtentziehung während der Nacht. Diese Annahme entbehrt nun aber der experimentellen Begründung, und das von Sachs gefundene Resultat kann keine allgemeine Gültigkeit beanspruchen. Denn Godlewski, der mit Phaseolepikotylen experimentierte, fand bei diesen ganz andere Verhältnisse: das Wachstum war bei Tag größer als bei Nacht und das Maxim[illegible]

wurde am Abend zwischen 6 und 8 Uhr erreicht, das Minimum lag am frühen Morgen. Godlewski konnte ferner im Verlaufe seiner Studien feststellen, daß der Uebergang von der Dunkelheit zum Licht einen Reiz ausübt, infolgedessen eine plötzliche aber vorübergehende Wachstumsdepression stattfindet. Von dieser Wirkung des Lichtwechsels ist dann jedenfalls die Wirkung einer konstanten Beleuchtung oder Verdunklung zu unterscheiden. Beim Temperaturwechsel scheinen ähnliche Reizwirkungen im allgemeinen zu fehlen (True 1895), daß sie in besonderen Fällen aber doch vorkommen, werden wir in Vorlesung 39 erfahren.

Wenn wir also zurzeit schon die Wachstumsänderungen, wie sie sich unter dem Einfluß des einfachen Lichtwechsels vollziehen, nicht ganz verstehen können, so fällt es noch schwerer, die Nachwirkung der täglichen Periodizität, die von Sachs und Baranetzky (1879) bei konstanter Temperatur im Dunkeln wahrgenommen wurde, zu erklären. In bestimmten Fällen sahen diese Forscher die am Lichtwechsel ausgeführten Wachstumsschwankungen im Dunkeln tagelang mit der gleichen Periodizität sich fortsetzen, und da ist an einem ursächlichen Zusammenhang zwischen beiden nicht zu zweifeln. Eine Erklärung für diese Nachwirkungen hat Pfeffer (1881) in folgender Weise gegeben. Er stützt sich auf gewisse Erscheinungen, die wir erst später besprechen können (Nyktitropismus, Vorl. 39), und nimmt an, daß nach einer einmaligen Beleuchtung nicht nur eine einfache Wachstumsdepression eintrete, sondern daß dieser Depression notwendig nach einer gewissen Zeit eine Beschleunigung folge; entsprechendes gilt für die Wirkung der Verdunklung. Wenn nun die Verdunklung gerade zu der Zeit einsetzt, wo schon durch die Beleuchtung die Wachstumsbeschleunigung erzielt wird, so summieren sich die Wirkungen des Einzelreizes mit der Nachwirkung, und wenn diese Summierung sich tagelang fortsetzt, so werden die Nachwirkungen immer mehr befestigt. Es fehlt aber im einzelnen noch der Nachweis, daß auf jede Reizwirkung eine doppelte Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit eintritt, und da, wo sie beobachtet ist, zeigt sich die zweite Aenderung nicht etwa genau nach 12 Stunden; das müßte aber der Fall sein, wenn in der Natur der neue Reiz mit der Nachwirkung des alten sich summieren sollte.

Unter diesen Umständen ist es wichtig darauf hinzuweisen, daß periodische Bewegungen, sogar solche mit täglichem Rhythmus, auch an Pflanzen auftreten, die unter ganz konstanten Bedingungen aufwachsen, bei denen von irgend einer Nachwirkung gar keine Rede sein kann. So hat schon Baranetzky an im Dunkeln, bei konstanter Temperatur, austreibenden Rüben eine tägliche Periodizität wahrgenommen, die offenbar rein aus inneren Ursachen erfolgt und demnach auch nur zufällig eine 12stündige Periode aufweist. Godlewski fand auch bei im Dunkeln keimenden Bohnen z. T. ganz regelmäßige Periodizität im Wachstum; freilich trat sie nicht immer auf und wurde bei einer bestimmten Samensorte ganz vermißt. — Wir kommen also jedenfalls zu dem Resultat, daß allein durch äußere Faktoren und deren Nachwirkung eine tägliche Periodizität im Längenwachstum nicht zustande kommen kann.

Unter den Erscheinungen der jährlichen Periodizität ist die oben schon kurz erwähnte Ruheperiode bei den Bäumen und Stauden von ganz besonderem Interesse. Betrachtet man diese Pflanzen in

unserer einheimischen Flora, so bemerkt man leicht, daß die Ruhe bei ihnen im allgemeinen in die Wintermonate, die Tätigkeit in den Sommer fällt, und man könnte deshalb daran denken, ihre Periodizität als direkt durch äußere Umstände, besonders durch den jährlichen Gang der Temperatur, veranlaßt zu betrachten. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß diese Vermutung nicht richtig sein kann, oder daß jedenfalls das Verhältnis zu der Außenwelt kein so einfaches ist.

In der Winterknospe mancher Bäume findet man die Anlage des ganzen Triebes, der im nächsten Jahre zur Entfaltung kommt, mit allen seinen Laubblättern schon im Herbst angelegt. Die im Frühjahr eintretende Entfaltung ist also im wesentlichen ein Streckungswachstum, bei dem die Internodien und die Blätter ihre definitive Länge erreichen, und diese Streckung kann sich bei der Eiche, Buche etc. in wenigen Tagen vollziehen (Jost 1891, Küster 1898). Man spricht hier von einer stoßweisen Entfaltung, und es ist klar, daß zwar den Anlaß zu deren Beginn eine gewisse Temperatur geben kann, daß aber das Aufhören in der Triebbildung nicht von äußeren, sondern von inneren Verhältnissen herrühren muß. Denn schon im Mai oder Juni beginnen an solchen Sprossen an der Spitze und in den Blattachseln neue Knospen sichtbar zu werden; die Laubblätter derselben werden aber erst im nächsten Jahr entfaltet, und niemand wird behaupten wollen, die äußeren Verhältnisse seien für eine sofortige Entfaltung ungünstig. Es lassen sich denn auch die Faktoren, die ein sofortiges Austreiben dieser neuen Anlagen verhindern, leicht als Korrelationen erkennen. Entblättert man einen Sproß im Frühsommer, so tritt in den meisten Fällen eine zweite Triebbildung ein (Goebel 1880), und manche Bäume, wie die Roßkastanie, machen auch im Herbst noch einen zweiten Trieb, wenn sie durch ungünstige Witterung (namentlich Trockenheit) ihre Belaubung vorzeitig verloren haben. Also die Korrelationen zwischen den ausgewachsenen Blättern und den Anlagen verhindern eine unmittelbare Weiterentwicklung der letzteren. Natürlich genügt hier wieder eine bloße Funktionshemmung der Laubblätter und ist gar keine völlige Entfernung derselben nötig, um die Korrelation aufzuheben. Deshalb sieht man bei im Dunkeln erwachsenen Kastanien und Ahornen (Jost 1893) nicht nur einen zweiten, sondern auch einen dritten Trieb aus der Endknospe hervorgehen, und man kann nicht daran zweifeln, daß bei passender Versuchsanordnung, d. h. bei Beschaffung genügenden Baumaterials, noch mehr Triebe erzielt werden könnten. Ein zweiter Trieb, der sog. Johannistrieb, tritt freilich bei manchen Pflanzen, z. B. bei jugendlichen Eichen, regelmäßig auch dann ein, wenn die Laubblätter voll funktionieren können; hier wird also durch nicht näher bekannte innere Verhältnisse die korrelative Hemmung schon frühzeitiger als anderwärts aufgehoben. Unter allen Umständen bleibt es für diese ganze Gruppe von Pflanzen charakteristisch, daß sie zwar zu vermehrter, aber niemals zu kontinuierlicher Blattbildung veranlaßt werden können. Es folgt immer auf jeden Trieb eine, wenn auch kurze Zeit der Ruhe, und die successiven Triebe sind durch Niederblätter voneinander getrennt. Wir haben es also mit einer der Pflanze eigenen und unabänderlichen Periodizität zu tun, die sich übrigens nicht nur in der zeitlichen Folge der Blattentstehung, sondern auch in quantitativen Aenderungen der Blätter und Internodien kundgibt (von qualitativen Aenderungen

später!). Sehr häufig sieht man nämlich die Internodien eines Jahrestriebes von unten nach oben allmählich an Länge zu, dann wieder abnehmen:

	Länge der Internodien in cm										
Aesculus	3,5	6,5	7,5	0,5							
Acer pseudoplatanus	0,5	4,5	10,5	9,5	7,0	2,5	2,5	0			
Fagus silvatica	0,4	1,0	2,2	3,2	4,7	7,0	8,0	8,0	8,0	4,8	4,5

Aehnlich kann sich auch die Größe der Blätter verhalten (Buche), oder diese nimmt von der Basis bis zur Spitze regelmäßig ab (Acer, Aesculus). (Vgl. hiezu auch Tammes 1903.)

Einen anderen Typus in der Knospenentfaltung treffen wir bei solchen Pflanzen, die den ganzen Sommer hindurch Blatt auf Blatt entwickeln, und bei denen das Ende der Blattbildung wahrscheinlich durch äußere Einflüsse bedingt ist. So konnte an Rosen bis tief in den Dezember hinein Blattbildung erzielt werden, wenn sie im Gewächshaus gehalten wurden. Dieser Typus interessiert uns hier natürlich weniger, und es sei nur noch erwähnt, daß er stufenweise mit dem erstangeführten verbunden ist. Bei Forsythia z. B. gibt es Kurztriebe, die schon im frühen Sommer mit der Blattbildung abschließen, andrerseits Langtriebe, die bis in den Herbst hinein Blätter entwickeln und schließlich, ohne eine Endknospe auszubilden, an der Spitze absterben; zwischen beiden Extremen stehen aber Sprosse, die nach einer gewissen Ruhe von neuem austreiben, und solche, die nur nach einer Verkürzung der Internodien wieder zur Ausbildung längerer Internodien zurückkehren. Die maßgebenden Ursachen für das Verhalten der einzelnen Zweige sind unbekannt, der Schluß auf eine Periodizität aus inneren Ursachen kaum abweisbar.

Mit der Ansicht, daß innere Momente wesentlich bei dieser Periodizität mitspielen, stehen nun aber manche Beobachtungen schlecht in Einklang, die zeigen, daß die Periodizität der Pflanze doch in einer gewissen Beziehung zu dem Wechsel der Jahreszeiten steht. Wenn das freilich nach dem Gesagten auch vielfach nicht für den Eintritt in die Ruheperiode gilt, so trifft es doch für das Ende derselben zu, denn diese, also der Beginn des Treibens, fällt ziemlich allgemein in das Frühjahr, d. h. in die Zeit der zunehmenden Temperatur. Eine Erfahrung unserer Gärtner zeigte schon früher als wissenschaftliche Experimente angestellt waren, daß das Ende der Ruheperiode, in unseren Breiten wenigstens, bei vielen Pflanzen nur von einer solchen Temperatursteigerung abhängt, daß man also Blätter und Blüten mitten im Winter künstlich „treiben" kann, wenn man den Pflanzen „vorzeitig" einen „künstlichen Frühling" bietet. Aber das Frühtreiben hat doch seine Grenze; wenn wir uns etwa an den Flieder halten, so gelang es bis vor kurzem erst vom November ab, die Hauptknospen durch erhöhte Temperatur zur Enfaltung zu bringen, und damit die gewünschten Blüten zu erhalten; in den vorhergehenden Sommermonaten aber konnte eine Entwicklung dieser Knospen nicht erzielt werden, wenn auch die betreffenden Organe in der Knospe schon angelegt waren. Andrerseits gelingt das Treiben dieser Knospen (freilich ohne Blüten!), wie schon erwähnt, im Vorsommer, unmittelbar nach dem ersten Trieb, durch Entfernen der Laubblätter. Zwischen beiden Zeitpunkten liegt also eine Periode der Ruhe, wo die Temperaturerhöhung ohne Einfluß ist, namentlich in den Monaten Juli bis Oktober. Diese ist also die

„eigentliche Ruheperiode", die nur auf inneren Ursachen beruht, und die zwar durch äußere Faktoren leicht verlängert, aber nur schwer abgekürzt werden kann. Nach den Untersuchungen Askenasys (1877) gibt es freilich eine vollkommene Ruhe, d. h. einen absoluten Wachstumsstillstand in den Knospen überhaupt nicht. Bei der Blütenknospe der Kirsche findet vom Sommer ab bis zum nächsten Frühjahr ein andauerndes, wenn auch schwaches embryonales Wachstum statt. Es ist kaum zu bezweifeln, daß auch Syringa sich ähnlich verhalten wird. Warum nun aber dieses embryonale Wachstum zu bestimmten Zeiten, eben von Juli bis Oktober, sich nicht zum Streckungswachstum steigern läßt, das wissen wir nicht. Anhaltspunkte für weitere Forschungen könnten aber wohl durch einige Beobachtungen gewonnen sein, die wir jetzt besprechen wollen.

Vor allem haben wir die merkwürdige, von Johannsen (1900) angegebene Methode zur Abkürzung der Ruheperiode durch Aethereinwirkung zu erwähnen. Pflanzen, die nahe dem Beginn oder nahe dem Ende der Ruhe sind, können durch eine 2mal 24 Stunden dauernde Einwirkung von Aetherdampf zum Treiben veranlaßt werden. Es ist möglich, daß die Aetherwirkung eine anästhesierende ist, d. h. daß durch den Aether gewisse Funktionen in der Pflanze aufgehoben werden, die auf eine Wachstumshemmung in den Knospen hin arbeiten. Viel wahrscheinlicher will es uns aber erscheinen, daß es sich gar nicht um eine spezifische Wirkung des Aethers handelt, daß vielmehr auch andere Gifte noch zu ähnlichen Zwecken Verwendung finden könnten; es läge dann eine Reizwirkung vor, die uns auch sonst schon bei Giften unterhalb ihrer tödlichen Konzentration entgegen getreten ist, eine Wirkung, die in der Anregung zu lebhafter Stoffwechseltätigkeit, speziell lebhafter Atmung besteht. Und wir haben allen Grund zu der Annahme, daß während der Ruheperiode intensive Stoffwechselvorgänge in der Pflanze sich vollziehen. Ueber diese sind wir besonders durch A. Fischers (1890) Untersuchungen, denen wertvolle Beobachtungen namentlich von Russow (1882) vorausgingen, unterrichtet. Danach erfahren die Reservestoffe unserer Bäume im Laufe des Winters eine sehr weitgehende Metamorphose. Im Herbst sind die parenchymatischen Elemente mit Stärke erfüllt; im Oktober beginnt die Lösung dieser Stärke, und es tritt Fett und z. T. auch Glukose an ihre Stelle; bei gewissen Bäumen erfolgt diese Verwandlung nur in der Rinde, während im Holz die Stärke erhalten bleibt, bei anderen (Tilia, Betula, Pinus) verschwindet die Stärke vollkommen, und demnach sind diese Bäume vom November ab bis Ende Februar völlig stärkefrei. Im März aber wird dann die Stärke regeneriert, und kurz vor dem Austreiben findet sie sich ungefähr in der gleichen Menge wie im Herbst; diese Stärke wird dann erst bei der Bildung der neuen Triebe gelöst. Auffallenderweise fällt nun der Schluß der „eigentlichen" Ruheperiode mit der Zeit des Stärkeminimums zusammen; erst wenn alle Stärke gelöst ist, kann man mit Erfolg treiben, dann hat aber auch jede Erhöhung der Temperatur eine sofortige Neubildung von Stärke zur Folge. Umgekehrt wird die Lösung der Stärke im Herbst durch Kälte begünstigt. Nun wird man freilich in diesen Metamorphosen der Reservestoffe nicht die Ursache der Ruhe erblicken wollen, wohl aber darf man die Stoffwandlungen und die Aenderungen in der Treibfähigkeit auf eine gemeinsame Ursache zurückführen —

vermutlich auf eine Veränderung im Protoplasma selbst, also in der Substanz, die alle Vorgänge in der Pflanze beherrscht.

Eingehende Untersuchungen an unseren einheimischen Bäumen werden gewiß noch mancherlei Interessantes zutage fördern, denn nicht einmal die verschiedenen Kulturrassen einer und derselben Spezies verhalten sich ganz gleich in bezug auf ihre Ruheperiode (JOHANNSEN); um wieviel größer werden daher die Differenzen an verschiedenen Bäumen ausfallen. Auch ist ja bekannt, daß die Ruheperiode verschiedener Organe einer Pflanze auffallende Differenzen zeigt. Schon das sekundäre Dickenwachstum, das meist ungefähr gleichzeitig mit der Blattentfaltung beginnt, pflegt, wenigstens bei den stoßweise entfaltenden Bäumen, die Blattbildung zeitlich erheblich zu überdauern; auch schließt die Holzbildung früher im Sommer ab als die Bastbildung (STRASBURGER 1891). Immerhin aber macht sich doch bei dem ganzen Prozeß noch eine ausgesprochene Periodizität, Tätigkeit im Sommer und Ruhe im Herbst und Winter, bemerkbar, und sicherlich steht das Ende des Dickenwachstums nicht in direktem Zusammenhang mit äußeren Faktoren. Noch viel weiter weichen die Wurzeln der Bäume von den Sprossen ab. Bei den bestehenden Schwierigkeiten der Untersuchung ist es begreiflich, daß die Frage nach dem Wurzelwachstum noch wenig gelöst ist, und daß die Autoren (RESA 1877, WIELER 1893, BÜSGEN 1901, HÄMMERLE 1901) in ihren Beobachtungen zu voller Uebereinstimmung nicht gelangt sind. So viel aber steht fest: viele Wurzeln beginnen schon im März mit dem Wachstum und setzen es bis in den November oder Dezember fort; im Hochsommer mag es dabei vielfach zu einer starken Retardation, aber kaum zu einer völligen Unterdrückung des Wachstums kommen. Experimentelle Untersuchungen, insbesondere über den Einfluß der Außenbedingungen (Wärme, Feuchtigkeit) fehlen noch völlig, wären aber zur Beurteilung der Periodizität der Wurzel durchaus nötig.

Manche Stauden stimmen in bezug auf die Entwicklung ihrer Laubtriebe mit den Bäumen überein. Eine Sonderstellung aber nehmen unsere Frühjahrspflanzen ein, bei denen anscheinend die Ruheperiode in die trockene Jahreszeit, den eigentlichen Sommer, verlegt ist. Der Beginn einer neuen Wachstumsperiode fällt bei diesen Pflanzen allgemein in den Herbst und äußert sich zunächst in der Entwicklung neuer Wurzeln; auch die Knospen fangen schon im Oktober und November an zu treiben, gelangen aber freilich noch nicht über den Boden. Durch die Winterkälte wird dann die Weiterentwicklung verzögert, wohl auch zeitweise ganz sistiert; diese Ruhe ist aber eine aufgezwungene, und durch Anwendung höherer Temperatur lassen sich alle diese Pflanzen im Winter leicht „treiben". In der freien Natur erfolgt die definitive Ausbildung der Blüten und Laubsprosse im ersten Frühjahr, je nach Spezies im Februar bis Mai; frühzeitig im Sommer erfolgt aber auch das Abdürren der Blätter, so daß im Hochsommer die Pflanze auf ihre unterirdischen Teile beschränkt ist. Eine besondere Stellung unter den Frühblühern nimmt Colchicum ein, bei dem die Blüten bekanntlich schon im August bis Oktober, gleichzeitig mit den neuen Wurzeln, die Laubblätter aber erst im folgenden Frühjahr erscheinen. Daß die Blüten den Laubblättern vorauseilen, ist eine bei Frühjahrspflanzen weitverbreitete Erscheinung, das Eigenartige an Colchicum liegt also wesentlich darin, daß äußere Faktoren ein rasches Nachkommen der Laubsprosse ver-

hindern. — Im Norden und im hohen Gebirge erfolgt übrigens die Bildung von Blättern und Blüten gleichzeitig (Wiesner 1902).

Bei genauerer Betrachtung sind nun aber die Unterschiede, die zwischen den Frühjahrsstauden und den Bäumen bestehen, keine sehr tiefgreifenden. Die Sommerruhe der ersteren läßt sich ohne weiteres mit dem Mangel der Blattentfaltung im Sommer bei allen stoßweise entfaltenden Bäumen vergleichen; es sterben freilich die Laubblätter der Stauden viel früher ab, als bei den Bäumen, aber es kann kaum bezweifelt werden, daß embryonales Wachstum an den unterirdischen Teilen den ganzen Sommer über weiter geht. Und der frühe Beginn eines verstärkten Knospenwachstums im Herbst ist auch nicht so auffallend, seitdem man durch Askenasy weiß, daß auch die Knospen der Bäume im Winter nicht in der Entwicklung still stehen. Der Charakter der Frühjahrspflanzen liegt also nur darin, daß sie ihre Perioden etwas vorgerückt haben, und daß ihr Laub sehr kurzlebig ist. Auch findet man bei ihnen zu gewissen Zeiten denselben Widerstand gegen künstliches Treiben; Tulpe und Hyacinthe können deshalb nicht vor Dezember zur Blüte gebracht werden. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird aber auch bei den Stauden vor Beginn der eigentlichen Ruhe das Treiben leichter möglich sein; wenigstens lassen sich gewisse Erfahrungen von Schmid (1901) in diesem Sinne deuten. Dieser Autor hat aber außerdem für die Kartoffel zeigen können, daß auch die „eigentliche" Ruheperiode durch äußere Einflüsse abgekürzt werden kann.

Die angeführten Beobachtungen, zumal die Tatsache, daß die Organe einer und derselben Pflanze zu verschiedenen Zeiten in Ruhe sind, lehren schon, daß in der Pflanze bei gegebenen äußeren Lebensbedingungen nur einzelne Funktionen zur Ruhe oder zu verminderter Tätigkeit kommen, und daß diese Ruheperioden demnach nicht die direkte Folge ungünstiger äußerer Faktoren sein können. Noch sehr viel deutlicher wird dies aber von manchen tropischen Pflanzen dargetan, die trotz konstanter und günstiger äußerer Verhältnisse dennoch periodisch wachsen. Eingehendere Studien darüber verdanken wir Schimper (1898). Nach seinen Berichten existieren z. B. in Buitenzorg auf Java eine ganze Menge von Bäumen, die in größeren oder kleineren Intervallen, 1—6mal jährlich, ihr gesamtes Laub abwerfen und sich — oft nach wenigen Tagen — wieder neu belauben. Und noch viel merkwürdiger verhalten sich andere, z. B. Amherstia nobilis, bei der die einzelnen Zweige voneinander unabhängig sind, so daß man an einem Baum zu gleicher Zeit Zweige mit ruhenden Endknospen und solche mit wachsenden Trieben in allen Stadien der Entwicklung vorfinden kann. Ganz ähnlich wie Amherstia verhalten sich aber auch die aus der gemäßigten Zone in das Tropenklima versetzten Bäume, die zwar nicht ihre Periodizität, wohl aber die Beziehung dieser zu den Jahreszeiten verloren haben. Magnolia yulan wies z. B. nach Schimper (1898, 266) im Dezember und Januar im Berggarten Tjibodas bei Buitenzorg folgendes Bild auf: „einzelne entlaubte Zweige mit Blatt- und teilweise Blütenknospen; andere mit jungen Blättern und offenen Blüten; andere mit ausgewachsenen lederartig steifen Blättern und vertrockneten Blüten; andere mit einzelnen herbstlich verfärbten, bei Berührung leicht abfallenden Blättern."

Auch aus einer anderen Tropengegend mit immer warmem und feuchtem Klima, aus dem brasilianischen Regenwald bei Para, liegt uns eine Schilderung über die Periodizität, speziell bei Hevea brasiliensis,

vor. Nach den Beobachtungen von Huber (1898) macht der erwachsene Baum häufig nur einen, manchmal auch zwei Triebe im Jahr, nachdem vorher ein mehr oder minder vollkommener Laubfall eingetreten ist. Von besonderem Interesse ist aber das Verhalten junger Bäume. Ein solcher bildete während der Regenzeit 1896/97 fünf Triebe, deren jeder zu seiner völligen Entfaltung 30 Tage brauchte, worauf dann eine Ruhezeit von ca. 10 Tagen folgte. Jeder Trieb beginnt mit kurzen Internodien, bildet dann längere, schließlich wieder kürzere; er trägt an der Basis Niederblätter, dann Laubblätter und am Ende hat er die von Schuppen umschlossene Knospe für den nächsten Trieb. Die fünf Triebe begannen am 10. Dezember 1896, 20. Januar, 12. März, 25. April, 6. Juni 1897; die folgenden Triebe wurden nicht genauer verfolgt, doch wurde konstatiert, daß noch drei im Laufe des Jahres 1897 und drei weitere in der ersten Hälfte von 1898 auftraten. Da aber verschiedene Exemplare der Pflanze stets in ganz verschiedenen Phasen der Entwicklung angetroffen werden, so ist nicht daran zu zweifeln, daß hier rein innere Ursachen die Periodizität bewirken. Mit Zunahme des Alters der Pflanze nimmt die Zahl der Triebe ab, schließlich erscheint, wie bemerkt, nur noch einer im Jahre. Diese Abwechslung von Ruhe und Tätigkeit, die sich in den Tropen in freiem Rhythmus äußert, hat sich in Zonen mit ausgeprägten Jahreszeiten so an diese angepaßt, daß die Ruhe auf die kalte oder die trockene, die Tätigkeit auf die warme oder feuchte Zeit gelegt ist. Die bestehende Periodizität läßt sich aber nicht ohne weiteres auf andere Jahreszeiten verlegen; werden also Pflanzen aus der südlichen Hemisphäre zu uns gebracht, so bringen sie erst im Laufe der Jahre ihre innere Periodizität mit unserem Klima in Uebereinstimmung, wenn die Akklimatisation überhaupt gelingt. Auch kann man bei unserer einheimischen Flora nur allmählich die Periodizität zeitlich verändern, denn sie hält mit einer gewissen Zähigkeit an dem gewohnten Rhythmus fest. Daß man erst von einem gewissen Momente an „treiben" kann, ist schon besprochen, man kann aber umgekehrt auch die Ruheperiode nicht beliebig verlängern, ohne daß die Pflanze Schaden nimmt. Es hat also offenbar in der Pflanze die Tätigkeit eine Ruhezeit zur Folge, umgekehrt folgt auf die Ruhe mit Notwendigkeit Tätigkeit, und die periodische Abwechslung zwischen beiden wird mit größerer oder geringerer Energie festgehalten.

Die Beispiele, die wir bisher für die tägliche und für die jährliche Periodizität angeführt haben, betrafen im wesentlichen nur quantitative Aenderungen im Wachstum; es kommen aber auch qualitative Differenzen vor, es können zu verschiedenen Zeiten verschiedene Organe entstehen.

Vor allem ist da zu denken an den Gegensatz zwischen den Vegetationsorganen und den Fortpflanzungsorganen; aber auch die Vegetationsorgane treten uns nicht immer in gleicher Ausgestaltung entgegen. Bei den höchsten Pflanzen z. B. sehen wir Niederblätter in regelmäßiger Succession mit Laub- und Hochblättern auftreten. Diese qualitativen Aenderungen in der Produktionstätigkeit der Pflanze stehen zu den eben behandelten, mehr quantitativen, in naher Beziehung, denn auch in ihnen spricht sich eine jährliche Periodizität oft ungemein deutlich aus. Die Ursache, weshalb die Pflanzen zumeist nicht stets gleichgestaltete Laubblätter produzieren, sind natürlich innere, deren Erforschung uns nur wenig zugänglich ist.

Freilich die Succession dieser Organe ist keine unabänderliche, wir können dieselbe bis zu einem gewissen Grade beeinflussen; die Einsicht, die wir dabei gewinnen, lehrt uns aber nicht mehr, als daß zwischen den einzelnen Organen Korrelationen existieren, deren Störung auch Störungen in der normalen Succession bewirken. Einige Beispiele mögen das des näheren veranschaulichen. Der normale Laubtrieb unserer Bäume pflegt auf eine größere oder geringere Anzahl von Laubblättern Niederblätter auszubilden, unter deren Schutz der nächstjährige Trieb in der Endknospe ausgebildet wird. Auch in der Achsel der Blätter bilden sich solche Knospen aus, die ebenfalls mit Niederblättern beginnen. Die Niederblätter haben eine ganz andere Funktion als die Laubblätter, und dementsprechend finden wir eine andere Gestalt und eine andere Struktur. Es fehlt ihnen die große chlorophyllhaltige, von Gefäßbündeln durchzogene, dem Licht exponierte Fläche; sie sind klein, derb und dicht aneinander gepreßt. In ihrer ersten Anlage aber unterscheiden sie sich, wie Goebel (1880) nachgewiesen hat, in keiner Weise von den Laubblättern (Fig. 104), und sie zeigen wie diese eine Differenzierung in Blattgrund (*G*) und Oberblatt (*L*). Während dann beim Laubblatt besonders das Oberblatt zu mächtiger Entfaltung kommt, wird dieses bei den „Knospenschuppen" meist gar nicht entwickelt; dafür wird aber der Blattgrund weiter und anders ausgebildet als dort. Entfernt man nun zeitig im Frühjahr die Laubblätter an einem treibenden Sproß, so gestalten sich die Blattorgane, die im normalen Entwicklungsgang zu Niederblättern geworden wären, als Laubblätter aus. Dabei werden die untersten derselben von dem Anstoß zur Laubblattbildung getroffen, wenn sie schon mehr oder minder weit in der Niederblattbildung fortgeschritten sind, es entstehen aus ihnen also Uebergänge zwischen Laub- und Niederblättern. Weiter oben aber werden ganz normale Laubblätter entwickelt. Aus dem Erfolg dieses Versuches wird man schließen dürfen, daß auch für gewöhnlich die Niederblätter unter dem Einfluß der Laubblätter entstehen, daß die

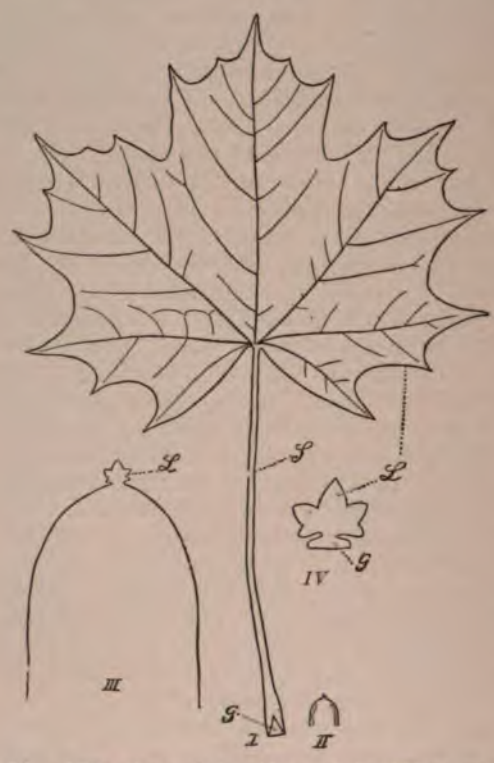


Fig. 104. Acer platanoides. *I* Laubblatt verkleinert. *II* Knospenschuppe. *III* Junge Knospenschuppe (vergr.). *IV* Junges Laubblatt (vergr. u. schemat.). *G* Blattgrund. *S* Stiel. *L* Spreite. Aus Goebel, Organographie.

Tätigkeit einer gewissen Menge von Laubblättern zur Bildung von Niederblättern drängt. Aehnlich steht es mit den Hochblättern. Die einfachste Form derselben treffen wir bei gewissen Farnen, z. B. Blechnum und Struthiopteris. Die Hochblätter sind hier Laubblätter, die durch die Ausbildung von Fortpflanzungsorgane (Sporangien) eine andere Funktion und ein anderes Aussehen erhalten haben. Während bei vielen Farnen diese Sporangien an gewöhnlichen Laubblättern auftreten, die ihre Assimilationsfunktion beibehalten, ist bei den genannten eine Arbeitsteilung eingetreten, die betr. Organe widmen sich nur der Sporangienproduktion und ihr Assimilationsparenchym verkümmert. Goebel hat nun gezeigt, daß man durch Abschneiden der Laubblätter bei Struthiopteris die später erscheinenden Hochblätter (Sporophylle) in gewöhnliche Laubblätter verwandeln kann, die nun keine Sporangien tragen.

Den Sporophyllen der Farne entsprechen bei den höheren Pflanzen die Staubblätter und die Fruchtblätter, die ebenfalls durch den Besitz von Sporangien ausgezeichnet sind; außerdem bezeichnet man hier noch die den Uebergang zwischen Laubblättern und den wichtigsten Blütenorganen vermittelnden Blätter als Hochblätter. Es sind nun zahlreiche Beobachtungen und auch Experimente gemacht worden, die zeigen, daß auch Hochblätter durch unbekannte Einflüsse oder durch im einzelnen nicht erforschte Beeinflussung von Tieren (Peyritsch 1882) zu laubblattartigen Gebilden umgewandelt werden können, selbst dann, wenn sie schon durch Stellung und Ausbildung auf das Deutlichste als Blütenteile determiniert erscheinen. Es sind also, so müssen wir schließen, bei der normalen pflanzlichen Entwicklung innere, aber durchaus nicht unabänderliche Ursachen, die eine periodische Veränderung, die sog. „Metamorphose" der Blätter bewirken.

Diese Ursachen sind uns im einzelnen noch ganz unbekannt. Eine Hypothese zu ihrer Aufhellung hat aber Sachs (1880/81) aufgestellt. Nach ihm werden im Laubblatt neben den früher besprochenen Assimilaten auch spezifische „organbildende Stoffe" erzeugt, die vom Blatt auswandernd überall da, wo sie sich in einer gewissen Menge ansammeln, die Entstehung eines bestimmten Organs veranlassen sollen. So würde also durch „blütenbildende" Stoffe die Blüte, durch „wurzelbildende" die Wurzel aus einer ohne solche Beeinflussung sich nicht spezifisch gestaltenden Menge von plastischen Stoffen. Diese Hypothese ist ganz bequem zur Erklärung von Anomalien und von Regenerationserscheinungen, und dieser Umstand hat ihr einigen Beifall gebracht. Bei näherer Betrachtung zeigt es sich aber, daß sie die Schwierigkeiten nicht hebt, sondern nur an einen anderen Ort verlegt. Frägt man, was diese spezifisch organbildenden Stoffe eigentlich sind, warum sie sich an bestimmten Orten anhäufen, und wie ihre morphogene Wirkung zustande kommt, so muß auf alle diese Fragen die Antwort lauten: das wissen wir nicht; damit ist dann auch gesagt, daß die Sachssche Hypothese nur eine Umschreibung der Tatsachen darstellt, die zudem nicht einmal richtig sein dürfte.[1]) Denn nach unserer Ansicht sind die spezifisch organbildenden Stoffe überhaupt nicht wanderungsfähig, sie bestehen aus dem Protoplasma, das an den

[1]) Kritische Bemerkungen über diese Hypothese findet man z. B. bei Voechting (1899), Pfeffer (Phys. 2, 234), Klebs (1903).

Orten bleibt, wo es ist. Wir müssen aber annehmen, daß das Protoplasma jeder jugendlichen Zelle die Fähigkeit hat, die allerverschiedensten Organe aufzubauen. Daß es das eine oder das andere Organ tatsächlich herstellt, dazu bedarf es einer bestimmten, uns unbekannten Auslösung, nicht aber erst des „organbildenden" Stoffes.

Der äußeren „Metamorphose" des Sprosses parallel verläuft in den Zweigen, Stämmen und Wurzeln eine andere „Metamorphose", deren Sitz nicht der apikale Vegetationspunkt, sondern der interkalare „Vegetationspunkt", das Cambium ist. Wie bekannt, produziert dieses Cambium nach innen und nach außen verschiedene Gewebe, die als sekundäres Holz und als sekundärer Bast bezeichnet werden. Die Ausbildung des Holzes erfolgt in der Weise, daß im Laufe der Tätigkeit des Cambiums während einer Vegetationsperiode nicht immer gleichartige Elemente hergestellt werden, sondern beim Beginn des Dickenzuwachses im Frühjahr andere, als im Hochsommer. Man bezeichnet die Produkte als Frühjahrs- und Herbstholz (Lit. bei Wieler 1891, 1892, 1897; Jost 1891, 1893). Das Frühjahrsholz geht meist allmählich in das Herbstholz über; dagegen ist der Uebergang vom Herbstholz zum Frühjahrsholz ein plötzlicher, und deshalb heben sich die verschiedenen Jahresringe, d. h. die einzelnen Jahreszuwachse, oft schon mit bloßem Auge sichtbar voneinander ab. Die Differenz zwischen Frühjahrs- und Herbstholz liegt in den einfachsten Fällen, bei den Coniferen, nur darin, daß im Laufe des Sommers der radiale Durchmesser der Tracheiden sich verkürzt und die Wand sich verdickt. Diese einfache Sachlage hat nun schon lange dazu herausgefordert, eine Erklärung der Jahrringbildung zu geben. Bald sollten rein mechanische Faktoren, wie der Druck der Rinde, bald Ernährungseinflüsse die gesuchte Ursache abgeben. An eine wesentliche Beteiligung des Rindendruckes an der Jahrringsbildung glaubt wohl niemand mehr, dagegen ist nicht zu leugnen, daß durch verschiedene Ernährung Zellen verschieden ausfallen können; solange wir aber über diese Ernährungserfolge keine experimentellen Daten an einfacheren Objekten gewonnen haben, werden Deutungen beim sekundären Dickenwachstum immer unsicher bleiben. Sie versagen außerdem vollkommen, wenn wir den Jahrring der Dikotylen ins Auge fassen, wo neben den quantitativen Differenzen auch qualitative Unterschiede zwischen Herbst- und Frühjahrsholz vorkommen, so z. B. ein reichlicheres oder ausschließliches Auftreten von großen Gefäßen im Frühjahr. Für solche spezifische Bildungen kann man natürlich kein Plus oder Minus an Ernährung verantwortlich machen, und so hat sich an dieses eigentliche Problem der Jahrringbildung noch keine Theorie mit Erfolg gewagt. Wir müssen die Periodizität, die sich im Jahresring ausspricht, ebenso als innere Periodizität hinnehmen, wie wir die jährliche Rhythmik im Längenwachstum als eine autonome bezeichnet haben. So wie aber dort unter Umständen, gegen die Regel, ein zweiter Trieb im Jahre zur Beobachtung kommt oder experimentell erzielt werden kann, so ist es auch beim Dickenwachstum: bei den im Herbst zum zweitenmal treibenden Roßkastanien z. B. läßt sich ein deutlicher zweiter Jahresring nachweisen. Es besteht also zwischen Jahresring und Jahrestrieb eine gewisse Beziehung. Wenn freilich der zweite Trieb einsetzt noch ehe eine Herbstholzbildung eingetreten war, dann wird man keinen zweiten Jahresring erwarten (Eiche; Johannistrieb). Die „Beziehungen" zwischen Jahresring und Jahres-

trieb brauchen aber nicht, wie früher vermutet wurde (Jost 1891), „Korrelationen" zu sein, derart, daß die Blattbildung direkt auf Frühjahrsholzbildung hinarbeitet, es können auch beide Erscheinungen auf gemeinsamen Ursachen beruhen, Ursachen, die bewirken, daß nach einer gewissen Ruheperiode ein neuer Trieb mit Laubblättern, eine neue Holzzone mit weiten Gefäßen beginnt. Zweckmäßig ist jedenfalls dieses Zusammentreffen, denn mit dem neuen Laub tritt erhöhte Transpiration ein, zu deren Deckung weitere Wasserbahnen nötig sind. — Ueber die Jahresringe bei tropischen Bäumen ist noch so wenig bekannt, daß wir nicht auf sie eingehen können (Holtermann 1902).

Neben der täglichen und der jährlichen Periodizität ist zum Schluß in Kürze auf die Periodizität der Gesamtentwicklung der Pflanze hinzuweisen. Es gibt Pflanzen, wie Stellaria media, Senecio vulgaris, die in wenigen Monaten ihre ganze Entwicklung von der Samenkeimung bis zur Samenreife durchlaufen, bei denen auch jeder Same sofort keimen kann, so daß mehrere Generationen in einem Kalenderjahr ohne Ruhe und unbekümmert um die Jahreszeit auftreten. Mit der Ausbildung einer gewissen Anzahl von Samen stirbt die Pflanze ab; die Samen sorgen aber für die Forterhaltung ihres Typus. Aehnlich, aber doch mehr an die Jahreszeiten gebunden, sind zahlreiche „einjährige Pflanzen", und es schließen sich andere einmal fruchtende (monokarpische) Pflanzen an, bei denen der Ausbildung der Samen ein zwei- bis vieljähriges Stadium rein vegetativer Entfaltung mit oder ohne eingeschobene Ruhezeiten vorausgeht. Vermutlich liegt bei ihnen allen in der Fruchtbildung die Ursache des Absterbens der Vegetationsorgane, denn man kann durch Verhinderung des Samenansatzes ihr Leben bedeutend verlängern. In einem gewissen Gegensatz zu ihnen stehen die Pflanzen, deren Prototyp unsere Bäume sind, die mehrfach fruchten, bei denen der Fortbestand des einzelnen Exemplars nicht mit der Samenbildung erlischt. Bei allen mehrjährigen Typen tritt nun neben der Jahresperiode noch eine andere Periodizität zu tage, die wir nur für die Bäume besprechen wollen. Ein Baum ist anfangs ein Pflänzchen von viel geringerer Wachstumsbefähigung, als manche Annuelle sie aufweisen; er „erstarkt" aber allmählich, und sein Längenwachstum, sein Dickenwachstum, selbst die Elementarorgane seines Holzkörpers nehmen immer mehr an Größe zu, bis ein Maximum erreicht ist. Und mit derselben Naturnotwendigkeit erfolgt dann der „absteigende" Ast der Kurve, die schließlich mit dem Tode endigt, nachdem der Baum viele Jahre lang durch Samenbildung für das Fortbestehen seiner Art gesorgt hat. Aber lange bevor das ganze Exemplar zugrunde geht, sind ihm schon einzelne Teile im Tode vorausgegangen. So werden die Blätter abgestoßen, nachdem sie ein oder mehrere Jahre funktioniert haben. Und wenn auch bei der herbstlichen Entlaubung unserer sommergrünen Bäume äußere Faktoren mitwirken, so ist doch der Laubfall ebenso ein organischer Prozeß, wie die Laubbildung. Es werden an der Basis des Blattstieles meistens bestimmte Zellen produziert, deren Funktion die Loslösung des Blattes ist. Sie bilden die sog. Trennungsschicht, und wenn eine bestimmte Mittellamelle von ihnen verquillt, dann ist die Trennung zwischen dem absterbenden und dem am Leben bleibenden Teil des Pflanzenkörpers vollzogen. So wie die Blätter, so werden manchmal auch ganze Aeste abgestoßen, in anderen Fällen freilich

gehen sie ohne Abstoßung zugrunde und zerfallen allmählich am Ort ihrer Entstehung. Aber auch alle älteren Gewebe des Stammes gehen dem Tod entgegen; die peripherischen werden in Borke verwandelt, fallen ab oder bilden eine schützende Hülle für die übrigen Teile; im Zentrum geht das Holz in Kernholz über, wobei die letzten lebenden Elemente absterben. Nur die Vegetationspunkte, die apikalen und die interkalaren, sowie ihre jüngsten Derivate sind an einem älteren Baum noch am Leben. So sehen wir also, daß jede Zelle, die ihren embryonalen Charakter verloren hat, nach kürzerer oder längerer Frist dem Tode verfällt, wenn sie nicht durch Einflüsse, von denen in Vorl. 26 die Rede war, von neuem diesen Charakter annimmt. Ob aber eine Zelle embryonal bleibt oder wird, hängt von den Beziehungen zum Ganzen und zu den Teilen ab, der Organismus sorgt ebenso für das Erhaltenbleiben gewisser Zellen, wie für das Absterben anderer. Freilich nicht alle Organismen; wo die Differenzierung in embryonale und somatische Zellen fehlt, wie bei den einzelligen, da werden keine Zellen von innen heraus zum Tode verurteilt, da bleiben alle am Leben, solange sie nicht durch äußere Zufälligkeiten zugrunde gehen. An diese Konstatierung werden wir in der nächsten Vorlesung anzuknüpfen haben. Für heute wollen wir nur noch bemerken, daß die Befähigung zum Leben den embryonalen Zellen nur dann erhalten bleibt, wenn sie tätig sein, wenn sie wachsen und sich teilen können; zur Untätigkeit verurteilt, sterben alle nach kürzerer oder längerer Zeit ab. Daß in den Samen und ähnlichen Gebilden das untätige Protoplasma lange, aber nicht unbegrenzt entwicklungsfähig bleibt, haben wir schon besprochen; noch viel schneller aber gehen aktive Vegetationspunkte zugrunde, wenn sie am Wachsen verhindert werden; Wurzelspitzen z. B., die im Gipsverband sich befanden, waren in Versuchen Pfeffers (1893, 356) nach 10 Wochen abgestorben.

Literatur zu Vorlesung 27.

Askenasy. 1877. Bot. Ztg. **35**, 793.
Baranetzki. 1879. Mém. de l'acad. de St. Pétersbourg VII, **27**.
Büsgen. 1901. Allg. Forst- u. Jagdzeituug (Augustheft).
Fischer, A. 1890. Jahrb. wiss. Bot. **22**, 73.
Godlewski. 1889/90. Anzeiger d. Akad. in Krakau.
Goebel. 1880. Bot. Ztg. **38**, 753.
— 1887. Ber. D. bot. Ges. **5**, S. LXIX.
Hämmerle. 1901. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **4**, 149.
Holtermann. 1902. Sitzungsber. Berliner Akad. 656—74.
Huber. 1898. Botan. Centralbl. **76**, 259.
Johannsen. 1900. Das Aether-Verfahren beim Frühtreiben. Jena.
Jost. 1891/93. Bot. Ztg. **49**, 485 u. **51**, 89.
Kienitz. 1880. Botan. Centralbl. **1**, 53.
Klebs. 1903. Willkürl. Entwicklungsänderungen. Jena.
Kolkwitz. 1901. Berichte bot. Ges. **19**. 285 (vgl. Blätter f. Gerstenbau etc. Nov. 1901).
Küster. 1898. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **2**, 401.
Peyritsch. 1882. Jahrb. wiss. Bot. **13**, 1.
Pfeffer. 1881. Pflanzenphys. 1. Aufl. 2.
— 1893. Druck u. Arbeitsleistung (Abh. K. Ges. Leipzig **20**).
Resa. 1877. Periode der Wurzelbildung. Bonner Diss.
Russow. 1882. Sitzungsber. Dorpater Naturf.-Ges. **6**, 492.
Sachs. 1872. Arbeiten bot. Inst. Würzburg **1**, 99.
— 1880/81. Arbeiten bot. Inst. Würzburg **2**, 452 u. 689.
Schimper. 1898. Pflanzengeographie. Jena.

Schmid. 1901. Ber. D. bot. Ges. **19**, 76.
Schröder. 1886. Unters. bot. Inst. Tübingen **2**, 1.
Strasburger. 1891. Die Leitungsbahnen. Jena.
Tammes. 1903. Verh. K. Akad. Amsterdam **2**, Sekt. IX, Nr. 5.
True. 1895. Annals of Botany **9**, 390.
Voechting. 1899. Jahrb. wiss. Bot. **34**, 1.
Wieler. 1891. Allg. Forst- u. Jagdzeitung (Märzheft).
— 1892. Tharandter Forstl. Jahrb. **42**, 72.
— 1893. Cohns Beitr. z. Biologie **6**, 1.
— 1897. Tharandter Forstl. Jahrb. **47**, 172.
Wiesner. 1902. Biologie d. Pflanzen, 2. Aufl. Wien.
Winkler, A. 1883. Ber. D. bot. Ges. **1**, 452.

Vorlesung 28.

Die Periodizität in der Entwicklung II.

Es ist schon in der vorigen Vorlesung gelegentlich auf die Hochblätter bei Farnen und Phanerogamen hingewiesen worden, die in periodischer Abwechslung mit Laubblättern gebildet werden. Den Grund für ihre von den Laubblättern abweichende Gestalt und Struktur erblickten wir in dem Umstand, daß sie andere Funktionen auszuüben haben als die Laubblätter. Ihre Aufgabe ist die Erzeugung der Sporangien, diese aber sind Organe der Fortpflanzung. Was veranlaßt nun den Organismus auf einmal in seiner bisherigen Produktion von Vegetationsorganen eine Aenderung eintreten zu lassen, was sind die Gründe für das Auftreten der Fortpflanzungsorgane? Diese entwicklungsphysiologische Frage soll das Thema für heute abgeben. Zunächst stellen wir fest, was eigentlich „Fortpflanzung" ist.

Der Begriff der Fortpflanzung hat sich offenbar im Hinblick auf die höchststehenden Pflanzen und vor allem die Tiere entwickelt. Bei den Tieren pflanzt sich das einzelne Individuum fort, indem es neuen Individuen Entstehung gibt. Da nun aber der Begriff des Individuums nicht auf die Pflanze übertragen werden kann, so läßt sich auch bei zahlreichen Wachstumsvorgängen oft schlecht entscheiden, ob sie nur einer Fortbildung des alten Organismus oder der Bildung eines neuen dienen. Wenn an einer Weide ein Seitenzweig entsteht, der ganz die gleichen Eigenschaften hat, wie der Hauptzweig, so wird niemand von einer Fortpflanzung reden, da ja der Zweig nur zur Vergrößerung des Baumes beigetragen hat; wird aber derselbe Zweig vom Winde abgerissen, so kann er sich bewurzeln und den Ausgang eines neuen Baumes bilden, dann hat also eine Fortpflanzung stattgefunden. Was in diesem Beispiel ein zufälliges Ereignis zustande bringt, die Isolierung eines Zweiges von den übrigen Teilen der Pflanze, das tritt in anderen Fällen notwendig und regelmäßig ein, so z. B. bei vielen Rhizomen, deren sämtliche Auszweigungen allmählich durch Absterben der älteren Rhizomteile isoliert und zu neuen, selbständig lebenden Pflanzen werden. In diesem Fall wird man zweifelhaft sein, wie man den Vorgang nennen soll — anfangs ist es offenbar nur Wachstum und Verzweigung, später ist es Fortpflanzung; aber wo liegt die Grenze? Nicht geringer sind die Schwierigkeiten, wenn wir zu recht einfachen

Organismen, etwa den Algen herabsteigen. Die Spirogyren z. B. bestehen aus zylindrischen Zellen, die zu Zellfäden verbunden sind. Jede einzelne Zelle ist dabei vollkommen selbständig; sie wächst und teilt sich, und so vergrößert sich der Zellfaden. Unter bestimmten äußeren Einwirkungen (Benecke 1898) zerfällt aber der Faden in seine Einzelzellen, deren jede dann weiter wächst und zum Ausgang eines neuen Fadens wird. Betrachten wir den Zellfaden hier als Einheit, so liegt in dem Zerfall in einzelne Zellen eine „Fortpflanzung" vor, sehen wir aber in der Zelle die Einheit, so kann von einer Fortpflanzung nicht die Rede sein.

Aus diesen Beispielen ist zu entnehmen, daß in der Natur eine scharfe Grenze zwischen Wachstum und Fortpflanzung oft nicht existiert. Für unsere Zwecke aber wird es genügen, wenn wir eine künstliche Grenze ziehen und stets nur dann von Fortpflanzung reden, wenn die Pflanze besondere Organe ausbildet, deren Funktion darin besteht, einer neuen Pflanze den Ursprung zu geben. Zu dem Zweck muß ein solches Fortpflanzungsorgan vor allen Dingen sich von der Mutterpflanze loslösen, es muß ferner eine gewisse Menge von Protoplasma enthalten, in dem die Entwicklungsfähigkeit steckt, und es muß schließlich einen Vorrat von Reservestoffen zur Verfügung haben, die eine Entwicklung ermöglichen. Das entwicklungsfähige Protoplasma aber kann, ebenso bei hohen, wie bei niedrigen Pflanzen, in einer einzelnen Zelle oder in einem Komplex von Zellen enthalten sein, und diese können im letztern Fall etwa die Gestalt eines Vegetationspunktes, einer Knospe, besitzen. Doch wir wollen mit einem möglichst einfachen Beispiel beginnen.

Fig. 105. Ulothrix zonata. *A* junger Faden mit Rhizoidzelle *r*. Vergr. 300. *B* Fadenstück mit ausschlüpfenden Schwärmsporen, zu zweien in jeder Zelle. *C* einzelne Schwärmspore, *D* Gametenbildung und Entleerung eines Fadenstücks. *E* Gameten. *F*, *G* Kopulation der Gameten. *H* Zygote, *J* Zygote nach der Ruheperiode. *K* Zygote, deren Inhalt sich in Schwärmsporen geteilt hat. *B*—*K* Vergr. 482, nach Dodel-Port aus „Bonner Lehrbuch".

Ulothrix zonata ist eine Alge, deren zylindrische Zellen zu einfachen Fäden verbunden sind. Im Gegensatz zu der Mehrzahl der eben erwähnten Spirogyren sind hier aber die Zellen nicht alle gleich, eine Basalzelle zeigt vielmehr besondere Eigenschaften: sie befestigt den Faden am Substrat. (Fig. 105, A, r.) Die Fortpflanzung dieser Alge erfolgt in

der Weise, daß der Inhalt einer Zelle sich in zwei oder mehr Zellen aufteilt (*B*), deren jede außer dem Protoplasma auch einen Chloroplasten und einen Zellkern erhält; außerdem bilden sie noch an ihrem farblosen Vorderende vier dünne protoplasmatische Fäden (Cilien) aus, durch deren Schwingungen die nackte Zelle, nachdem sie durch einen Riß aus der Membran der Mutterzelle herausgeschlüpft ist, sich im Wasser bewegt (*C*). Da man allgemein die Fortpflanzungsorgane niederer Pflanzen als „Sporen" bezeichnet, so werden die beweglichen Sporen „Schwärmsporen" genannt. Eine solche Schwärmspore kommt nach einigen Stunden zur Ruhe, wirft die Cilien ab, umgibt sich mit einer neuen Membran und wächst dann zu einem Zellfaden aus. Es gibt aber auch noch eine andere Art von Schwärmsporen, die Gameten, die sich von den bisher betrachteten nicht nur durch ihre geringere Größe und die Zweizahl der Cilien (*E*) sondern vor allem durch ihr ferneres Verhalten auszeichnen. Schon beim Ausschlüpfen aus der Mutterzelle (*D*) treten sie zu zweien zusammen und verschmelzen miteinander zu sog. Zygoten (*F—H*). Diese bekommen eine derbe Membran (*J*) und keimen erst nach längerer Ruheperiode, indem sie vier gewöhnlichen Schwärmsporen den Ursprung geben (*K*).

Vergleichen wir nun hiermit die Verhältnisse, die wir bei einer anderen Alge des süßen Wassers, bei Oedogonium, vorfinden. Auch hier haben wir am einen Ende befestigte Zellfäden, auch hier zweierlei Fortpflanzung, nämlich durch Schwärmsporen und durch Verschmelzung von Zellen. Die Schwärmsporen entstehen hier freilich regelmäßig einzeln in der Zelle, derart, daß der ganze Zellinhalt zur Schwärmspore wird. Es ist also mit der Bildung der Fortpflanzungsorgane keine Vermehrung verknüpft. Daß sich die Schwärmsporen von Oedogonium in ihrem Bau von denen der Ulothrix unterscheiden, ist für uns ohne Bedeutung, wir haben das Hauptgewicht darauf zu legen, daß sie nach einiger Zeit der Bewegung ebenfalls zur Ruhe kommen und einen neuen Zellfaden bilden. Herrscht hierin also völlige Uebereinstimmung mit Ulothrix, so treffen wir bei der anderen Fortpflanzungsart auf einen großen Unterschied. Bei Oedogonium gestalten sich die beiden Zellen, die zur Verschmelzung kommen sollen, ganz verschieden, auch entstehen sie mindestens in verschiedenen Zellen, oft sogar in verschiedenen Fäden. Der Inhalt gewisser Zellen, der Oogonien, die schon äußerlich durch eine Anschwellung auffallen, kontrahiert sich, die Membran der Zelle erhält eine Oeffnung (Fig. 106); der Inhalt tritt nun aber nicht aus, sondern es tritt zu ihm durch die Oeffnung eine andere Zelle, und sie verschmilzt an Ort und Stelle mit ihm. Diese andere Zelle

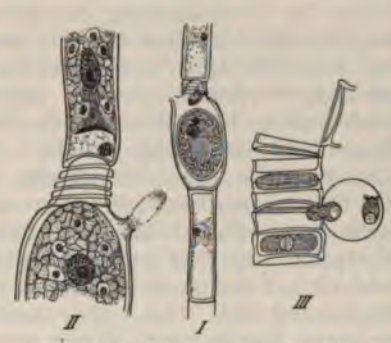


Fig. 106. *I* Oedogonium Boscii. Befruchtetes Oogonium. Das Ei schon mit Membran umgeben. Darüber ein Spermatozoid. Nach Klebahn, Jahrb. wiss. Bot. 24, Taf. 3. Vergr. 175. *II* Oedogonium Boscii. Junges, eben geöffnetes Oogonium; in und vor der Oeffnung Schleim. Nach Klebahn ebd. Vergr. 400. *III* Oedogonium Landsboroughi. Spermatozoidenbildung. In der untersten Zelle werden durch Zweiteilung die Spermatozoiden gebildet; in der Zelle darüber schlüpfen sie durch einen Riß in der Wand aus. Nach Hirn 1900.

hat die Gestalt und das Bewegungsvermögen der gewöhnlichen Schwärmspore, sie unterscheidet sich aber von ihr durch geringere Größe, geringeren Chlorophyllgehalt und durch ihre Entstehung (Fig. 106, *III*). Die große Zelle wird „Ei", die kleine „Spermatozoid" genannt. Nach der Verschmelzung der beiden umgibt sich die „Zygote", die man hier „Oospore" nennt, mit einer derben Membran und macht eine Ruheperiode durch, darauf folgt Keimung mit gewöhnlicher Schwärmsporenbildung. Schon die Bezeichnung Ei und Spermatozoid deutet an, daß hier ein Sexualakt vorliegt, den man mit dem der höheren Tiere vergleichen kann. Das Ei ist das weibliche, das Spermatozoid das männliche Element, und nur nach deren Vereinigung findet im allgemeinen Weiterentwicklung statt; doch geht dieser, zum Unterschied gegen die höheren Tiere, hier eine Ruheperiode voraus. Es kann nun aber gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Organe der sexuellen Fortpflanzung bei Oedogonium aus gewöhnlichen Schwärmsporen entstanden sind. Oedogonium stammt offenbar von Formen ab, bei denen zwei bewegliche Zellen miteinander kopulierten, wie das heute noch bei Ulothrix der Fall ist. Waren diese kopulierenden Zellen ursprünglich gleich, so hat sich allmählich eine Differenz zwischen ihnen eingestellt, die wir als eine „geschlechtliche" zu bezeichnen pflegen.

Es ist begreiflich, daß die Entdeckung einer solchen Sexualität (Pringsheim 1855) bei niederen Pflanzen, die mit der einzigen Form der Fortpflanzung der höheren Tiere so große Aehnlichkeit hat, ungeheures Aufsehen erregte, und daß man von diesem Moment an bei jeder Bildung von Fortpflanzungsorganen immer zunächst die Frage zu beantworten suchte, ob dieselben für geschlechtliche oder ungeschlechtliche Fortpflanzung bestimmt sind, und daß damit geschlechtliche und ungeschlechtliche (vegetative) Fortpflanzung die zwei Kategorien wurden, in welche man die ungeheure Vielgestaltigkeit der Organismen einzupferchen suchte. Das war fehlerhaft aus zwei Gründen. Einmal hat sich später gezeigt, daß die geschlechtliche Fortpflanzung sich an verschiedenen Punkten des Pflanzenreiches entwickelt hat und auch zweifellos nicht überall die gleiche physiologische Bedeutung hat. Dann aber umfaßte die „vegetative Fortpflanzung" derartig heterogene Dinge, daß man sie nicht gut vereinigen kann. Schon jetzt wird klar sein, daß die „vegetativen" Schwärmsporen von Oedogonium viel mehr gemeinsame Züge mit dem Ei und dem Spermatozoid haben, als etwa mit dem abgerissenen Weidenzweig — und doch pflegen auch heute noch die Schwärmsporen von Oedogonium neben den „Stecklingen" im Kapitel „vegetative Vermehrung der Pflanzen" behandelt zu werden. Leider sind wir nun zurzeit nicht imstande, die Konsequenz aus unserer Erkenntnis zu ziehen und eine bessere Einteilung an Stelle der veralteten zu setzen. An Versuchen daran hat es schon früher nicht gefehlt. So hat Hanstein (1877) Fortpflanzung durch „Keime" und durch „Knospen" unterschieden, und Moebius (1897) hat es unternommen, diese Unterscheidung konsequent durchzuführen. Wie uns scheint — auf eine nähere Begründung unserer Ansicht können wir nicht eingehen — führt auch diese Einteilung nicht zum gewünschten Ziele, und so müssen wir mit den alten Bezeichnungen, trotz ihrer Unzulänglichkeit, weiter operieren. Es ist aber zu erwarten, daß das erneute Interesse, das durch die jüngsten Forschungen der Physiologie der Fortpflanzung zugewandt wurde, hier bald eine Aenderung bringen dürfte (vgl. Klebs 1900a),

wenngleich man sich nicht verhehlen darf, daß die enorme Mannigfaltigkeit der Natur wohl nie in ein System zu bringen sein wird.

Fragen wir nun nach den Ursachen, welche die Fortpflanzung überhaupt und die verschiedenen Fortpflanzungsarten im speziellen bei diesen Algen bedingen! Vor nicht allzu langer Zeit hatte man geglaubt, daß diese Ursachen im wesentlichen innere seien, und daß bei den niederen Pflanzen, speziell bei den Algen, gerade wie bei den höheren Pflanzen, ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung in regelmäßigem Turnus miteinander abwechselten. Man nahm an, die Fortpflanzung sei ein notwendiges Produkt der inneren Entwicklung, trete also ein, wenn die Pflanze eine gewisse Größe oder ein gewisses Alter erreicht habe. Wir haben es in erster Linie den Untersuchungen von G. Klebs (1896 u. ff.) zu danken, daß unsere Einsicht heute eine tiefere und richtigere ist. Das Hauptresultat dieser Forschungen läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß bei passenden äußeren Bedingungen überhaupt nur Zellwachstum und Zellteilung erfolgt, daß nur auf bestimmte äußere Anlässe hin die Bildung von Fortpflanzungsorganen auftritt, und daß die Art derselben durchaus nicht nur von inneren Gründen bestimmt wird. Innere Ursachen spielen ja freilich, hier wie überall, insofern eine wichtige Rolle, als sie erst die Fähigkeit der Pflanze, auf die Außenwelt in bestimmter Weise zu reagieren, bedingen; die Außenwelt liefert also immer nur die auslösenden Reize.

Gehen wir jetzt etwas mehr in die Details und beginnen wir mit Ulothrix. Die Alge gedeiht in fließendem Wasser bei niedriger Temperatur und bei guter Beleuchtung. Sie ist deshalb für Laboratoriumsversuche wenig geeignet, und die Bemühungen von Klebs, die Physiologie ihrer Fortpflanzung klar zu legen, sind nicht von vollem Erfolg gekrönt gewesen; es gelang nicht, die Alge zu jeder Zeit zur Bildung von Schwärmsporen oder von Gameten zu zwingen, aber es konnte doch festgestellt werden, daß äußere Faktoren dabei die Entscheidung abgeben. Unter günstigen Bedingungen bildet die Alge in der Natur gar keine Fortpflanzungsorgane, sie wächst bloß, und ihre Fäden werden dann 20—30 cm lang. Den Hauptanstoß zur Zoosporenbildung scheint ein Nachlassen des Wasserzustroms zu geben, also eine Abnahme des Sauerstoffes im Wasser. Eine solche dürfte an den natürlichen Standorten wohl periodisch vorkommen und dazu führen, daß die Alge dort meist Wachstum und Schwärmsporenbildung gleichzeitig zeigt. Unter Wachstum und Schwärmerbildung kann die Alge jahrelang existieren; die Gameten treten nur unter bestimmten Umständen auf, wahrscheinlich dann, wenn das Wasserniveau sinkt, wenn die Zellen an die Luft geraten und nur zeitweise vom Wasser bespritzt werden. Die Zygote kann ja eine Austrocknung ertragen, und so ist es begreiflich, daß sie gebildet wird, wenn Austrocknung droht.

Bessere Resultate erhielt Klebs (1896) bei manchen Oedogonien, die sich leichter kultivieren lassen als Ulothrix. Die zwei eingehend untersuchten Arten verhielten sich verschieden; man kann nur sagen, daß bei beiden eine gewisse Veränderung der Umgebung mit Sicherheit zur Schwärmsporenbildung führt. Bei Oedogonium capillare wirkt so ganz besonders eine Verdunklung, deren Effekt noch durch Kultur in 4—10-proz. Rohrzuckerlösung gesteigert werden kann. Hat eine Kultur in gewöhnlichem Wasser kräftig assimiliert, so entstehen Schwärmsporen auch bei Uebertragung in verdünnte Nährsalze.

Dagegen werden bei Oedogonium diplandrum Schwärmer gebildet wenn die Alge aus fließendem in stehendes Wasser, aus niederer in höhere Temperatur, aus mineralischer Nährlösung in Wasser gebracht wird. Die Differenz zwischen den beiden Arten ist um so auffallender, als sie an den gleichen Lokalitäten wachsen können. Es wäre zu wünschen, daß das Verhalten der beiden Algen in der Natur noch näher untersucht würde; dann könnte man vielleicht feststellen, unter welchen Umständen die Schwärmerbildung unter natürlichen Verhältnissen erfolgt, während wir jetzt nur wissen, wie sie künstlich erzielt werden kann. Geschlechtsorgane lassen sich bei beiden Spezies erzielen, wenn man sie in eine beschränkte Menge von Wasser bringt, das wenig Nährsalze enthält, und wenn man sie gut beleuchtet. In Beziehung auf die Lichtintensität macht Oe. diplandrum viel größere Ansprüche als Oe. capillare.

Daß die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Oedogonien nicht notwendig ist zur dauernden Erhaltung des Organismus, das ist ganz sicher, denn Klebs konnte nachweisen, daß Oe. diplandrum an bestimmten Lokalitäten üppig gedeiht, ohne jemals Geschlechtsorgane zu bilden, und Oe. capillare kommt bei Basel überhaupt nur im männlichen Geschlecht vor, die Bildung von Zygoten ist also ausgeschlossen. Der Unterschied zwischen Zygoten und Schwärmsporen in ihrer biologischen Bedeutung ist klar. Durch die Schwärmspore ist die Pflanze befähigt, sich einen neuen Standort aufzusuchen, durch die Zygote wird es ihr möglich Zeiten, die ihrer Vegetation ungünstig sind, zu überdauern. Kurz gesagt dienen die ersteren der Verbreitung, die anderen der Erhaltung der Pflanze. Weshalb es aber zur Bildung von Dauersporen einer Vereinigung zweier Zellen bedarf, das ist nicht einzusehen; ebensowenig, warum diese Zellen verschiedene Eigenschaften haben, geschlechtlich differenziert sein müssen. — Wenn wir nun die Fortpflanzungsverhältnisse der Algen und Pilze durchmustern, so sehen wir sehr häufig nach einer sexuellen Verschmelzung Dauersporen auftreten, wir kennen aber auch einerseits Dauersporen, die ungeschlechtlich erzeugt werden (z. B. bei Bakterien), andrerseits Sexualprodukte, die ohne Ruhe sofort wachsen (z. B. bei Fucus). Daraus folgt, daß nicht erst durch die Kopulation zweier Zellen das Ruhebedürfnis der Dauerspore entsteht; in der Tat hat man beobachtet, daß bei Ulothrix unter bestimmten Bedingungen (Klebs 1896, 321) die Gameten auch ohne Kopulation zu Dauersporen werden können und Aehnliches ist bei manchen Oedogonien schon lange bekannt (vgl. Hirn 1900 S. 39). Wenn also die Gameten auch ohne Kopulation zu Dauersporen werden können, so muß die Kopulation eine besondere Bedeutung haben, auf die wir an anderer Stelle eingehen.

Die angeführten Beispiele werden genügen, um die Gesichtspunkte der Forschung auf diesem Gebiete klar zu legen. Viel besser als die Algen sind aber die Pilze für derartige Studien geeignet, weil wir ihre Lebensbedingungen vielfach genauer kennen, und weil diese sich meistens nicht in so eng gezogenen Grenzen bewegen, wie bei den Algen. Ein Beispiel wurde früher schon bei Besprechung von Basidiobolus ranarum behandelt. Wir wollen an dieses nicht einfach weitere anreihen, wollen vielmehr die allgemeineren Schlußfolgerungen, die Klebs (1900a) aus seinen Versuchen mit Pilzen gezogen hat, hier anführen. Viel klarer als bei den Algen läßt sich bei den Pilzen zeigen, daß

die Fortpflanzung nicht die notwendige Folge eines kräftigen Wachstums ist, was man ja auch hier nach der Regelmäßigkeit, mit der sie auf dieses zu folgen pflegt, annehmen könnte. Tatsächlich kann aber das Wachstum ohne Fortpflanzung unbegrenzt weiter gehen, wenn die nötigen äußeren Bedingungen dafür gegeben sind. Dabei handelt es sich vor allen Dingen, neben sonst günstigen Allgemeinbedingungen, um fortgesetzte gute Ernährung, also um häufige Erneuerung der Nährlösung, ehe dieselbe an Nährwert beträchtlich abgenommen hat, und ehe schädliche Stoffwechselprodukte sich angesammelt haben. Wenn aus einer guten Kultur von Saprolegnia mixta von Zeit zu Zeit ein beliebiges Stück des Mycels in eine frische Nährlösung versetzt wurde, trat im Laufe von $2^1/_2$ Jahren bei dauerndem Wachstum keine Fortpflanzung ein. „In viel größerem Maßstabe sind Versuche mit der Kulturhefe angestellt worden, die seit Jahrhunderten nur auf vegetativem Wege vermehrt wird und nur unter besonderen Umständen zur Sporenbildung genötigt werden kann." Das gleiche Experiment ist noch für eine Reihe niederer Organismen, Myxomyceten, Bakterien und Pilze mit dem gleichen Erfolg durchgeführt worden, wichtiger ist, daß es auch wenigstens bei einigen höheren Pilzen gelang, so bei Coprinus ephemerus, der monatelang, ohne seinen „Hut" zu bilden, als steriles Mycel kultiviert werden konnte. Bei Algen gelingt der Versuch dagegen schlechter, weil oft schon höchst geringfügige Veränderungen zur Sporenbildung führen; immerhin kann man z. B. auf Vaucheria geminata hinweisen, die in strömendem Wasser bei üppigem Wachstum beliebig lange steril bleibt. Die allgemeinste Bedingung des Auftretens von Fortpflanzungsorganen ist eine Aenderung der Ernährung, vor allem eine Herabsetzung der Nahrungsaufnahme von außen her. Dazu kommt bei solchen Pilzen, die nur in der Luft fruktifizieren, auch noch die Transpiration bestimmend hinzu: eine dampfgesättigte Luft unterdrückt die Sporenbildung, bei etwas geringerem Feuchtigkeitsgehalt tritt sie reichlich ein. In einigen wenigen Fällen spielt auch das Licht eine Rolle, so vor allem bei gewissen Coprinusarten und bei Pilobolus microsporus. Nur wenn Licht das Ende des „Fruchtträgers" von Pilobolus trifft, geht dieser zur Sporenbildung über. Es genügt oft schon eine Belichtung von wenigen Minuten; bleibt sie aber aus, so wächst der Fruchtträger wie eine gewöhnliche vegetative Zelle so lange weiter, als ihm Nahrung zufließt.

In erster Linie also wirkt die Abnahme der Nährstoffe als Reiz, der zur Bildung von Fortpflanzungsorganen führt, und der gleichzeitig das vegetative Wachstum hemmt. Es besteht demnach in dieser Beziehung ein Gegensatz zwischen einfachem Wachstum und Fortpflanzung; doch darf man die Sache nicht etwa so auffassen, als ob sich die Fortpflanzung bei schlechter, Wachstum bei guter Ernährung einstelle. Im Gegenteil zeigt sich, daß die Fortpflanzung mit um so größerer Intensität eintritt, je besser die Ernährung der vegetativen Teile vorher war. Demnach scheint Wachstum eine Vorbedingung für den Eintritt der Fortpflanzung zu sein. Es ist das aber nur insofern, als mit dem Wachstum kräftige Assimilation verbunden ist, denn selbstverständlich bedarf es zur Ausbildung von Fortpflanzungsorganen einer gewissen Menge von angesammelten Nährstoffen und diese muß um so größer sein, je komplizierter gestaltet das zu bildende Fortpflanzungsorgan ausfallen soll. Deshalb können ganz einfache Fortpflanzungs-

organe auch ohne Wachstum, direkt aus einem anderen Fortpflanzungsorgan, entstehen, wenn dieses noch genügend Baustoffe enthält. Das bekannteste und beste Beispiel hierfür liefern die Schwärmsporen von Oedogonium, die sich sofort, nachdem sie zur Ruhe gekommen sind, von neuem in eine Schwärmspore verwandeln können; ähnliche Vorkommnisse hat Klebs auch für viele Pilze aufgezählt.

Ein weiterer, wichtiger Unterschied zwischen Wachstum und Fortpflanzung liegt dann noch darin, daß die Wirkungsgrenzen der allgemeinen Lebensbedingungen für das Wachstum weiter gezogen sind als für die Fortpflanzung. Es kann also z. B. bei einer gewissen niedrigen oder hohen Temperatur zwar noch Wachstum, aber nicht mehr Bildung von Fortpflanzungsorganen stattfinden. Wie bei der Temperatur, so sind auch bei dem Sauerstoffbedürfnis, dem Licht, der Konzentration der Nährlösung, schließlich der Qualität der Nahrung, die Grenzen für die Fortpflanzung engere, als für das Wachstum. Damit ist aber nicht gesagt, daß das jeweilige Optimum für beide Prozesse zusammenfallen muß.

Wie bei den Algen, so handelt es sich aber bei den Pilzen nicht nur um das Auftreten von Fortpflanzungsorganen überhaupt, sondern auch event. um mehrere Arten derselben, und in Beziehung auf Reichtum der Sporenbildungen pflegen sie sogar die Algen weit zu übertreffen. So interessant auch die diesbezüglichen Resultate von Klebs und seinen Schülern sind, so müssen wir uns doch ein Eingehen auf dieselben versagen, denn die Verhältnisse sind nicht einfach und lassen sich nicht mit wenigen Worten schildern.

Wenn wir uns nun zu den höheren Pflanzen wenden, so scheinen da die Dinge auf den ersten Blick prinzipiell anders zu liegen. Ein Eichbaum z. B. hat wie die höheren Tiere nur eine Form der Fortpflanzung, die Bildung des im Samen enthaltenen Keimes. Dieser geht ein Sexualakt voraus, und sie pflegt erst in einem gewissen Alter einzutreten, wird also anscheinend durch innere Ursachen veranlaßt. Bei genauerem Zusehen ist die Sache freilich wesentlich anders. Ein Verständnis wird nur möglich, wenn wir auf die Fortpflanzung der Farne eingehen, deren Kenntnis uns überhaupt für das Folgende nötig sein wird. Die Farnpflanze hat denselben komplizierten Aufbau, wie ihn die Phanerogamen besitzen; sie besteht aus einem beblätterten Sproß und aus Wurzeln. Auf der Blattunterseite entstehen in charakteristischer Anordnung auf ungeschlechtlichem Wege Sporen, die in besonderen Behältern, Sporangien, eingeschlossen sind. Die Sporen machen wohl gewöhnlich eine Ruheperiode durch und keimen dann bei günstigen Bedingungen. Das Pflänzchen, das aus ihnen hervorgeht, gleicht aber vielmehr einem Lebermoos als einem Farnkraut. Es ist eine nur wenige Millimeter große Zellfläche, die anfangs mit einer Scheitelzelle am Vorderende wächst, und die mit Wurzelhaaren am Boden befestigt ist. Diese zweite, aus der Spore hervorgegangene Generation des Farnkrautes wird Prothallium genannt, und sie kann durch einfaches Wachstum im allgemeinen nicht in die erste Generation übergeführt werden. Wenn das Prothallium aber zur Fortpflanzung schreitet, so bildet es Geschlechtsorgane. Es treten Archegonien auf (Fig. 108), die den Oogonien von Oedogonium entsprechen und wie diese als wesentlichen Teil ein „Ei“ enthalten. Das Ei wird durch bewegliche Spermatozoiden, die in besonderen Behältern, den „Antheridien“ (Fig. 107), erzeugt werden, befruchtet, und nun entsteht aus ihm

sofort eine neue Farnpflanze, die anfangs noch dem Prothallium aufsitzt, später aber, nach dessen Zugrundegehen, selbständig weiter lebt. Im Verlauf der natürlichen Entwicklung folgen also bei den Farnen die zwei Generationen, die ungeschlechtliche (Sporophyt) und die geschlechtliche (Gametophyt) regelmäßig aufeinander, es findet ein sog. Generationswechsel statt. Bis jetzt ist es nicht gelungen, durch äußere Einflüsse die Sporen zu nötigen, sofort wieder einen Sporophyten zu erzeugen oder die Eizelle zu zwingen, wieder einen Gametophyten zu bilden. Dadurch unterscheiden sich die Farne einstweilen ganz wesentlich von den Algen und Pilzen.

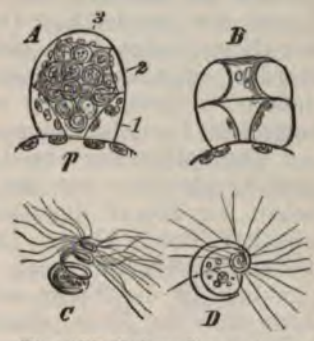


Fig. 107. Polypodium vulgare. *A* reifes, *B* entleertes Antheridium, *p* Prothalliumzelle, *1* und *2* Ringzellen, *3* Deckelzelle. *A* und *B* Vergr. 240. *C* ein Spermatozoid in Bewegung. *D* ein mit Jodlösung fixiertes Spermatozoid. *C* und *D* Vergr. 540. Aus „Bonner Lehrbuch".

Dieser Unterschied dürfte aber kein prinzipieller sein. Das lehren gewisse Anomalien, die bei manchen Farnen unter noch nicht genau studierten Bedingungen auftreten; wir meinen die Erscheinung der Apogamie und der Aposporie (Lit. GOEBEL 1898—01 S. 430). Von Apogamie spricht man, wenn der Sporophyt oder Teile desselben, z. B. die Sporangien, direkt aus vegetativen Zellen des Prothalliums, nicht aus der befruchteten Eizelle, hervorgehen. Entstehen aber die Prothallien nicht aus den Sporen, sondern aus sonst sterilen Sporangienzellen oder gar aus beliebigen vegetativen Zellen des Sporophyten, so nennt man das Aposporie. Apogamie und Aposporie zeigen, daß in jeder Zelle eines Farnkrautes die Eigenschaften des Sporophyten wie auch des Gametophyten schlummern, daß nicht erst in der Eizelle bezw. in der Spore die Umstimmung zur Bildung der anderen Generation erfolgt. Die Erscheinungen der Aposporie und Apogamie erwecken die Hoffnung, daß es noch gelingen wird, die näheren Bedingungen für den gewöhnlichen Rhythmus des Generationswechsels aufzufinden und dann auch diesen willkürlich zu verändern.

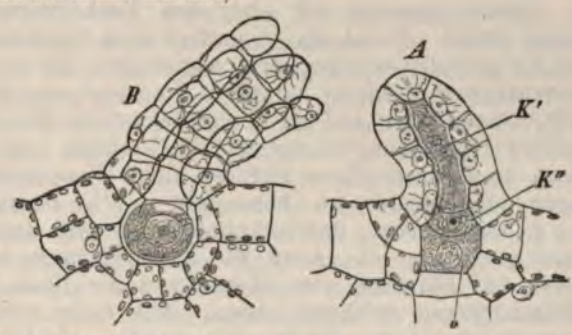


Fig. 108. Polypodium vulgare. *A* unreifes Archegonium, *K'* Halskanalzelle, *K''* Bauchkanalzelle, *o* Ei. *B* reifes geöffnetes Archegonium. Vergr. 240. Aus „Bonner Lehrbuch".

Viel häufiger als die Apogamie und die Aposporie kommt eine andere Abweichung vom regelmäßigen Generationswechsel vor. Es haben nämlich manche Farne außer den Sporen und den Geschlechtsorganen noch andere Fortpflanzungsorgane, die wir accessorische

nennen wollen. Sie können am Sporophyten oder am Prothallium auftreten; in beiden Fällen aber führen sie nicht etwa einen Generationswechsel herbei, sondern die einen erneuern stets den Sporophyten, die anderen den Gametophyten. So kann also auch in der Natur der regelmäßige Generationswechsel gestört werden und jede der Generationen kann sich unbegrenzt direkt vermehren. Zweifellos werden eingehende Untersuchungen feststellen können, daß vielfach äußere Faktoren darüber entscheiden, ob die typischen oder die accessorischen Fortpflanzungsorgane zur Ausbildung gelangen.

Betrachten wir nun den Entwicklungsgang anderer Pteridophyten und vergleichen wir ihn mit dem der Farne im engeren Sinne, so sehen wir überall dieselben zwei Generationen, aber nicht immer von gleicher Deutlichkeit. Der Gametophyt erreicht nämlich bei sehr vielen Formen nur noch eine geringe Größe, so daß er schließlich gänzlich in der Spore eingeschlossen bleibt; die Spore öffnet sich dann nur am Ende, einerseits um die Spermatozoiden austreten zu lassen, andrerseits um ihnen zu dem Archegonium bezw. dem Ei Zugang zu gestatten. Hand in Hand mit dieser Reduktion in der Größe geht eine weitere Veränderung in der historischen Entwicklung der Prothallien vor sich; während sie bei den Farnkräutern beiderlei Geschlechtsorgane tragen oder tragen können, werden sie bei anderen Formen eingeschlechtig, und es ist dann schon der Spore, ja sogar dem Sporangium anzusehen, ob das spätere Prothallium männliche oder weibliche Geschlechtsorgane hervorbringen wird. Der Sporophyt produziert Makrosporangien mit Makrosporen und Mikrosporangien mit Mikrosporen; die ersteren sind weiblich, die letzteren männlich.

Damit kommen wir aber den Verhältnissen der Phanerogamen schon näher. Durch die grundlegenden Untersuchungen Hofmeisters ist festgestellt worden, daß namentlich die Gymnospermen in allen wesentlichen Punkten mit den Pteridophyten übereinstimmen. Doch wir müssen hier auf die Lehrbücher der Botanik oder auf ausführlichere Darstellungen wie z. B. Goebels Organographie verweisen, denn in unserem Plane liegt es nicht, diese morphologischen Verhältnisse eingehender zu behandeln. Wir beschränken uns auf die Angiospermen, deren Aehnlichkeit mit den Pteridophyten schon eine geringere ist. Auch die Angiospermen bilden Sporangien und zwar auf Blättern, die, ebenso wie die ihnen vorausgehenden, eine Metamorphose erfahren haben. Alle diese metamorphen Blattorgane zusammen mit den Sporangien werden als Blüte bezeichnet. Diese Metamorphose der Blütenblätter ist schon S. 427 erwähnt. Historisch hängt sie zweifellos mit der Sporangienbildung zusammen; ob sie aber auch in der Gegenwart in jedem Einzelfall durch die Sporangienbildung veranlaßt wird, ist mehr wie zweifelhaft. Jedenfalls aber haben die Blütenblätter die Fähigkeit, zu Laubblättern zu werden, noch nicht verloren und deshalb treten nach geeigneten Reizen „Vergrünungen“ der Blüten auf.

Doch dieses Problem hat uns hier gar nicht zu beschäftigen; es interessieren uns jetzt nicht die Blätter, sondern die Sporangien, die ihnen ansitzen. Man unterscheidet Mikrosporangien (Pollensäcke), die den Staubblättern aufsitzen und Mikrosporen (Pollenkörner) bilden, andrerseits Makrosporangien (Samenknospen), die von den Fruchtblättern (Karpellen) umschlossen sind und im Innern meist nur eine einzige Makrospore (Embryosack) entwickeln. Sehr häufig findet

sich Mikro- und Makrosporangien in einer Blüte vereinigt, und ihre Verteilung ist dann ausschließlich durch innere Ursachen bedingt; diese wirken immer dahin, daß zuerst die Mikro-, später die Makrosporangien auftreten. Bildet die Pflanze eingeschlechtige Blüten, und sind die Geschlechter gar auf verschiedene Pflanzenstöcke verteilt, so muß nach der Ursache der Geschlechtsbestimmung geforscht werden. Resultate sind aber in dieser Hinsicht noch keine erzielt (Strasburger 1900).

Wir verfolgen nun die Weiterentwicklung der Sporen. Die Mikrospore geht in toto, ohne zu wachsen, in das Prothallium über und teilt sich (Fig. 109) in zwei Zellen von ungleicher Größe; die kleinere derselben wird zum Antheridium, das weiterhin direkt in zwei Spermatozoiden zerfällt; die größere Zelle bleibt steril, hat aber eine ganz besondere Funktion. Diese zeigt sich erst, wenn die Mikrospore durch Luftströmungen oder durch Tiere auf die „Narbe" gekommen ist, also auf das zum Festhalten von Mikrosporen eingerichtete Ende des Karpells. Dort wächst sie zu einem langen Schlauch aus, dem Pollenschlauch, der von der Narbe bis tief in das Makrosporangium hinein dringt (Fig. 110, *ps*), schließlich auch die Membran der Makrospore durchbricht und dann die zwei Spermatozoiden in diese übertreten läßt. Die Veränderungen, die unterdessen in der Makrospore vor sich gegangen sind, sind sehr auffallende. Sie bleibt im Gewebeverband des Sporangiums, und damit im Zusammenhang steht die Notwendigkeit der Bildung eines Pollenschlauches. In ihrem Innern macht der Kern dreimal hintereinander Teilungen durch, so daß schließlich acht Kerne vorhanden sind, die sich in ganz bestimmter Weise gruppieren (Fig. 110). Drei findet man an der Stelle, wo der Pollenschlauch eindringt; sie werden als Eiapparat (*ei* in Fig. 110; vgl. auch Fig. 111) bezeichnet und jeder der Kerne umgibt sich mit einer Hülle von Protoplasma aus der Mutterzelle; demnach besteht also der Eiapparat aus drei nackten Zellen. In der gleichen Weise entstehen am entgegengesetzten Ende der Makrospore drei andere Zellen, die als Antipoden (*an* Fig. 110) bezeichnet werden und weiterhin im allgemeinen keine besondere Rolle mehr spielen. Schließlich bleiben noch zwei Kerne, die Polkerne, übrig, die sich in die Mitte des Embryosackes begeben und dort früher oder später verschmelzen; das Verschmelzungsprodukt nennt man „sekundären Embryosackkern". Welche von diesen Kernen oder Zellen nun als Prothallium zu betrachten sind, das wissen wir nicht. Soviel ist aber sicher, daß die drei Zellen des Eiapparates und besonders eine von ihnen, die durch ihre Größe ausgezeichnete Eizelle, Archegonien vorstellen, die auf ihren wichtigsten Teil, das Ei, reduziert sind.

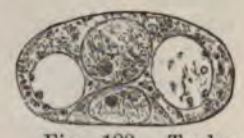


Fig. 109. Tradescantia virginica. Pollenkorn. Unten die antheridiale, oben die vegetative Zelle. Vergr. 540. Aus „Bonner Lehrbuch".

Nach Eindringen der Spermatozoiden verschmilzt eines derselben mit der Eizelle, und diese entwickelt sich jetzt zur jungen Pflanze, zum Embryo, während ihre zwei Nachbarzellen zugrunde gehen; das andere verschmilzt mit dem Embryosackkern (vgl. S. 452) und darauf geht aus diesem und dem zugehörigen Protoplasma ein vielzelliges Gewebe hervor, das Endosperm, das Reservestoffe speichert und das früher oder später von der jungen Pflanze aufgezehrt wird. Das ganze

Makrosporangium wächst nun noch erheblich und bildet sich dabei zum Samen um, dessen ganzer Bau ihn geeignet macht, längere Zeit in Ruhe zu verharren.

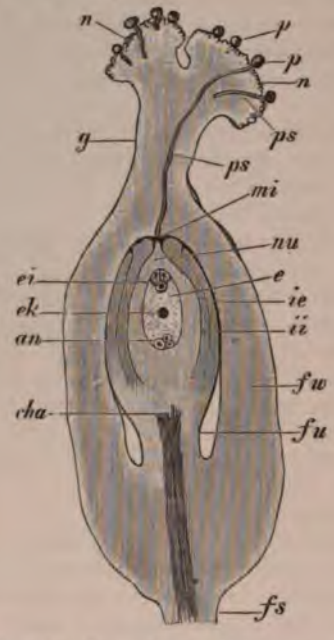


Fig. 110. Stempel von Polygonum convolvulus. Oberhalb von *fu* die Samenknospe mit den Integumenten (*ie* und *ii*) um den Knospenkern *nu*. Der letztere umschließt den Embryosack *e*; in diesem *ei* Eiapparat, *ek* Embryosackkern, *an* die Antipoden, *fw* Fruchtknotenwand, *g* Griffel, *n* Narbe, *p* Pollenkörner, *ps* Pollenschlauch. Vergr. 48. Aus „Bonner Lehrbuch".

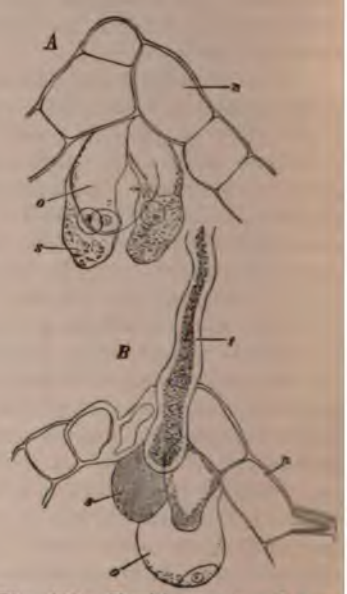


Fig. 111. Funkia ovata. Oberes Ende des Embryosackes mit dem Eiapparate. *A* vor, *B* während der Befruchtung. *o* Eizelle. *s* Synergiden. *t* Pollenschlauch. *n* Nucellus. Vergr. 390. Aus „Bonner Lehrbuch".

Wir haben also auch bei den höchststehenden Pflanzen einen Generationswechsel konstatiert. Die bei den Farnen schon angedeutete Reduktion des Gametophyten ist aber hier soweit gegangen, daß vom Gametophyten fast nur noch die Geschlechtsorgane übrig geblieben sind, und daß äußerlich von dem Generationswechsel nichts mehr zu sehen ist. Daß hier viel weniger als bei einem Farnkraut an eine Veränderung der regelmäßigen Succession der Generationen zu denken ist, ist wohl selbstverständlich. Da das Auftreten der Geschlechtsorgane eine notwendige Folge der Entstehung der Sporen zu sein scheint, so muß sich die physiologische Forschung auf die Aufhellung der Bedingungen der Sporen- oder Blütenbildung beschränken.

Wie bei gewissen Farnen finden sich nun aber auch bei vielen Angiospermen neben den Sporen accessorische Fortpflanzungsorgane, wenigstens am Sporophyten, und wenn man von ungeschlechtlicher oder vegetativer Fortpflanzung bei ihnen spricht, so denkt man gar nicht an die Makro- und Mikrosporen, obwohl diese doch ungeschlechtlich entstehen, sondern man hat dabei vorzugsweise solche „accessorische" Fortpflanzungsorgane im Auge. Es handelt sich bei ihnen stets

um einen Vegetationspunkt, also um eine Knospe, die Blätter und Wurzeln treibt, wenn sie selbst oder auch das sie tragende Organ von der Mutterpflanze sich ablöst. In der Stellung dieser Knospen, ferner in der Art, wie ihnen die nötigen Reservestoffe in Blatt, Stamm oder Wurzel mitgegeben werden, finden sich außerordentliche Mannigfaltigkeiten, die hier auch nicht einmal angedeutet werden können.

Erst jetzt, nachdem wir eine gewisse, freilich flüchtige morphologische Orientierung über die Fortpflanzungsorgane der Blütenpflanzen gewonnen haben, können wir zu den Fragen übergehen, die allein in einer Physiologie der Fortpflanzung behandelt werden müssen. Diese Fragen sind folgende: Was sind die Ursachen der Blütenbildung? was die der „vegetativen" Fortpflanzung? Wie verhält sich die Fortpflanzung zum rein vegetativen Wachstum? Welche Bedeutung hat die Fortpflanzung? welche spezielle die ungeschlechtliche, welche die geschlechtliche?

Auf diesem Gebiete sind wir bei weitem nicht so gut orientiert, als bei den niederen Pflanzen, und die experimentelle Behandlung ist hier zweifellos schwieriger. Die erste Frage, die wir zu beantworten suchen müssen, ist die, ob auch hier ein unbegrenztes Wachstum ohne Fortpflanzung möglich ist, oder nicht. Der erste Anschein spricht dagegen, genauere Ueberlegung dafür. Ein Baum kann bekanntlich Jahrhunderte alt werden und immer weiter wachsen; schließlich geht er doch zugrunde, aber wir können in diesem Falle nicht behaupten, der Tod trete aus inneren Gründen ein, und es sei ein ewiges vegetatives Wachstum unmöglich. Es können ebensowohl mehr äußere Gründe sein, die das Absterben herbeiführen, z. B. Erschwerung der Wasserleitung in die immer höher werdende Krone[1]); das sind ja streng genommen auch innere Ursachen, aber sie betreffen nicht die Teile des Baumes, die uns eigentlich interessieren; — das Protoplasma der Vegetationspunkte eines alten Baumes kann dabei noch ebenso entwicklungsfähig sein als im ersten Jahre. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen die zahllosen Kulturpflanzen, die nur durch Stecklinge vermehrt werden und z. T. seit Jahrhunderten so vermehrt worden sind. Dies gilt z. B. für die Weiden, für unsere Chausseepappeln, das Zuckerrohr u. v. a. Aber bei einigen dieser Pflanzen sind in den letzten Jahren vielfach Krankheiten aufgetreten, und diese hat man als eine Art Degeneration betrachtet, die eine Folge der ständigen Vermehrung auf vegetativem Wege sein soll. Man ist so weit gegangen, zu behaupten, die Stecklinge könnten nach ihrer Abtrennung von der Mutterpflanze nicht länger leben als diese selbst. Nun hat zwar Moebius (1897), wie uns dünkt, in einwandsfreier Weise das Irrige dieser Ansicht dargetan, und

[1]) Klebs (1903) sucht das Absterben der Bäume vorzugsweise auf die Zersetzungserscheinungen zurückzuführen, die von den abgestorbenen älteren Teilen ausgehen und später auch lebende Organe ergreifen. Der oben entwickelte Gesichtspunkt könnte noch allgemeiner gefaßt werden: man könnte sagen, daß mit dem Ueberschreiten einer gewissen Körpergröße allgemein „Ernährungsstörungen" (nicht nur Störungen in der Wasserleitung) eintreten müssen, die schließlich zum Tode führen. Auch bei manchen niederen Organismen, z. B. bei Hydrodictyon dürfte ein andauerndes vegetatives Wachstum unmöglich sein; wenn die Zellen dieser Alge eine gewisse Größe überschritten haben, so werden ihre zentralen Teile gewiß schlecht mit Nährstoffen versehen, und sie müßten wohl schließlich absterben, wenn nicht durch die Fortpflanzung ihre Größe reduziert würde.

wir möchten nachdrücklich auf seine Ausführungen hinweisen; aber trotzdem wird es gut sein, wenn wir wenigstens einige Beispiele anführen, um unsere Ansicht, ein unbegrenztes rein vegetatives Wachstum sei möglich, zu begründen. Da müssen wir an die am Eingang dieser Vorlesung schon erwähnten Rhizome denken, die am Haupttrieb oder an Seitentrieben jahraus, jahrein fortwachsen. Da sie immer neue Wurzeln bilden, so fällt jede Schwierigkeit in der Wasserversorgung weg. Aber die älteren Teile des Rhizoms sterben ab, und deshalb ist es in der Natur nicht möglich, festzustellen, ob eine solche Pflanze seit Jahren oder seit Jahrhunderten weiter gewachsen ist. Manche von diesen Rhizompflanzen haben aber die Samenbildung verloren, und ihre Fortexistenz beruht ausschließlich auf dem Wachstum des Rhizoms; so verhält sich z. B. Acorus calamus. Von dieser Pflanze ist bekannt, daß sie seit mindestens 400 Jahren in Europa heimisch ist; zweifellos hat sie sich in der ganzen Zeit nur auf vegetativem Wege erhalten und vermehrt.

Die angeführten Beispiele zeigen klar, daß die Blütenbildung, also die Fortpflanzung durch Sporangien, zur Erhaltung der Pflanze im allgemeinen nicht notwendig ist, und daß auch die Blütenpflanzen so gut wie Saprolegnia andauernd vegetativ wachsen können. Um so mehr müssen wir jetzt nach den Ursachen der Blütenbildung fragen.

Wenn wir Beobachtungen in der Natur anstellen, dann sehen wir die Blüten sich einstellen, wenn die Pflanze „blühreif wird", so wie beim Tier die Sexualzellen mit einem gewissen Alter auftreten. Aber wenn man auch im allgemeinen die Blütenbildung an ein gewisses Alter, das spezifisch verschieden ist, geknüpft sieht, so sind doch Ausnahmen bekannt, so z. B. daß die Eiche, die normal erst im 60. bis 80. Jahre blühreif wird, gelegentlich auch schon im ersten Jahre Blüten erzeugt und dann abstirbt. (Wiesner 1902, S. 75; vgl. auch Fig. 93.) Geht schon daraus ein Einfluß äußerer Faktoren auf die Blütenbildung klar hervor, so wird ein solcher in frappanter Weise durch Experimente von Voechting (1893) bewiesen. Sein Versuchs-

Fig. 112. Mimulus tilingii nach Voechting, (1893, Taf. 11). *I* Spitze einer normalen Pflanze. *II* Spitze einer Pflanze, die nach Anlage des Blütenstandes in verminderter Beleuchtung kultiviert wurde. Die Blütenstände (*a*, *a*) sind verkümmert; überall sind reichlich vegetative Sprossungen entstanden.

objekt war hauptsächlich Mimulus tilingii, eine Pflanze, die bei einer gewissen niedrigen Lichtintensität, die ihr das vegetative Wachstum noch recht gut gestattet, die Bildung von Blüten einstellt. Diese Wirkung des verminderten Lichtes macht sich selbst dann noch geltend, wenn der Blütenproß schon angelegt ist; die in den Bracteen vorgebildeten Blüten bleiben dann in der Entwicklung stehen (Fig. 112) und überall wachsen sonst ruhende Achselknospen zu vegetativen Laubsprossen aus.

Damit ist eine Beziehung zwischen Laubblattbildung und Blütenbildung konstatiert, die auffallend an die Beziehungen zwischen Wachstum und Fortpflanzung bei den Pilzen erinnert. Wir haben dort ausdrücklich konstatiert, daß die Grenzen der allgemeinen Lebensbedingungen für die Fortpflanzung enger gezogen sind; dementsprechend hat VOECHTING bei Mimulus gezeigt, daß das Minimum der Beleuchtung für die Blütenbildung höher liegt als für die vegetative Organogenese. Damit sind wir aber von der Lösung des Problems noch weit entfernt, denn die Vermehrung der Lichtintensität spielt in VOECHTINGS Versuchen offenbar nicht dieselbe Rolle, wie die Nahrungsverminderung bei Saprolegnia; eine gewisse Lichtintensität ist nur eine Bedingung für die Blütenbildung, nicht aber der wichtigste auslösende Reiz. Das geht ohne weiteres daraus hervor, daß bei dieser Lichtintensität auch die vegetative Entwicklung ungeschwächt weiter geht. Es liegen mehrere Beobachtungen und Versuche vor, welche zeigen, daß andere äußere Faktoren von maßgebender Bedeutung für die Blütenbildung sein können. Der Epheu blüht nur auf sonnig-warmem Standort; im Schatten des Waldes wächst er nur vegetativ (WIESNER, 1902 S. 75).[1]) Einige Gräser und Borago blühten in Versuchen von MOEBIUS (1897) auf trockenem Boden und bei geringer Nährsalzzufuhr besser, als bei reichlichem Zufluß von Wasser und Nährsalz. Im Zusammenhang damit steht es vielleicht, daß das Beschneiden der Wurzeln bei Bäumen als Mittel zur Beförderung des Blütenansatzes Verwendung findet. Daß aber Rindenringelungen den gleichen Erfolg haben, dürfte in erster Linie auf einer reichlichen Zufuhr organischer Substanz zu den Knospen beruhen.[2])

Aber wenn auch damit äußere Faktoren als maßgebend für die Blütenbildung erkannt sind, so darf man doch nicht erwarten, daß sie eine so entscheidende Rolle spielen wie bei den niederen Pflanzen. Selbst wenn der Nachweis erbracht ist, daß die Blütenbildung in Zusammenhang mit einem bestimmten äußeren Faktor steht, so ist doch damit noch lange nicht gesagt, daß derselbe so einfach, so direkt seine Wirkung ausübt, wie bei einer einzelligen Alge. Wenn sich z. B. zeigen läßt, daß ein trockner Boden das Blühen fördert, ein feuchter es hemmt, so muß man sich doch sagen, daß die Bodenbeschaffenheit direkt nur von den Wurzeln, von den oberirdischen Organen aber nur indirekt empfunden wird. Man kann ja freilich

[1]) Neben der Lichtintensität hat man auch der Qualität des Lichtes einen maßgebenden Einfluß auf die Blütenbildung zuschreiben wollen. Nach SACHS (1887) sollte ultraviolettes Licht eine Bedingung der Blütenbildung sein (vgl. S. 379). In seinen bei Ausschluß der ultravioletten Strahlen ausgeführten Versuchen kam es aber vielfach zur Anlage von Blüten, die nur nicht entfaltet wurden; wahrscheinlich war die Lichtintensität eine zu geringe. Die Angaben von SACHS können durch die Versuche und Bemerkungen von VOECHTING (1893), KLEBS (1900 b), MONTEMARTINI (1903) als erledigt gelten.

[2]) Ueber die Ursachen der Blütenbildung vgl. man auch KLEBS (1903).

die Wurzel für den Sproß, ja jede Zelle für die andere, als ein Stück Außenwelt betrachten; das ändert aber nichts an den tatsächlich zwischen den Teilen einer höheren Pflanze bestehenden Beziehungen, deren Einfluß wir auch bei der Blütenbildung erwarten müssen. In der Tat drängen sich uns solche Korrelationen z. B. zwischen Laubblattbildung und Blütenbildung geradezu auf. Alle Faktoren, die auf eine üppige Laubblattbildung hinzielen, sind für die Blütenbildung ungünstig, und überall, wo Blütenbildung auftritt, sehen wir die Laubblätterbildung geschwächt oder aufgehoben. Im Extrem hört die Blütenbildung ganz auf, und gewisse Pflanzen haben nur vegetatives Wachstum; bei den Wasserpflanzen sucht Goebel (1893) die üppige Ausbildung der Vegetationsorgane als Ursache des Blütenmangels zu erweisen, in anderen Fällen (Moebius 1897, S. 137) hat die aus anderen Gründen eintretende Verhinderung der Blüte zu üppiger Vegetation geführt. Wir wollen diesen Korrelationen nicht weiter nachgehen, da wir dabei nichts prinzipiell Neues erfahren können. Wichtig ist jedenfalls, daß bei der Blütenbildung nicht nur äußere, sondern auch innere Reize eine ausschlaggebende Bedeutung haben können. Sehr lehrreich sind in der Beziehung gewisse Beobachtungen von Sachs (1892).

Sachs machte im Mai in der bekannten Weise Begoniensteckling und fand an den jungen, auf den Blättern entstandenen Pflanzen erst Anfang November Blütenbildung, der eine reichliche Laubbildung vorangegangen war. Wurden aber die Stecklingsblätter erst Ende Juli von blühenden Pflanzen entnommen, so traten an ihnen schon im September Blüten auf, ohne daß zuerst viele Laubblätter gebildet werden mußten. Aehnliche Versuche sind noch mehrere bekannt gegeben worden. So hat z. B. Goebel (1901) gefunden, daß aus den Blättern blühender Pflanzen von Achimenes Haageana, die als Stecklinge behandelt werden, sofort Blütensprosse auftreten, während die Stecklinge jüngerer Pflanzen vegetative Sprosse produzieren. Derartige Vorkommnisse sucht Sachs mit Hilfe seiner Hypothese der spezifischen organbildenden Stoffe verständlich zu machen (vgl. S. 427). Er nimmt an, in der blühenden Pflanze seien besonders viele blütenbildende Substanzen, und daher rühre das rasche Blühen ihrer Stecklinge. Ganz abgesehen von den allgemeinen Bedenken, die wir früher gegen die Sachssche Theorie vorbrachten, stehen ihr in diesem Spezialfall nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen. Winkler (1903) fand die Sprosse, die auf Stecklingsblättern von Torenia wuchsen, sehr zur Blütenbildung geneigt, allein diese Neigung war an allen Blättern der Pflanze, auch an den Kotyledonen, die gleiche. — Von dem Gedanken ausgehend, daß die Sachsschen blütenbildenden Stoffe sich vor allen Dingen in den Blüten selbst anhäufen müßten, machte ich von mehreren Achimenesarten Blütenstecklinge; obwohl dieselben in Menge Knospen produzierten, trat doch nie eine Blüte an ihnen auf. — Die Bildungsbedingungen der Blüten auf den Blattstecklingen müssen offenbar noch auf breiterer Grundlage studiert werden; auch jetzt schon kann man sie als interessante Belege dafür anführen, daß innere Ursachen einen wichtigen Einfluß auf die Blütenbildung haben.

So sind wir also im ganzen über die Ursache der Blütenbildung noch sehr unvollkommen unterrichtet; immerhin zeigen aber die geführten Tatsachen, daß die gewöhnlich zu beobachtende Periodizität in der Blütenbildung experimentell zu beeinflussen ist, also nicht

für allemal gegeben ist. Dagegen ist offenbar der Generationswechsel bei den Phanerogamen insofern fixiert, als auf die Bildung der Sporen notwendig die der Geschlechtsorgane folgt.

Die Pflanzen, die neben den Samen noch accessorische Fortpflanzungsorgane, also Knollen, Zwiebeln etc., ausbilden, bedürften eigentlich noch einer besonderen Besprechung; denn es ist kaum zu bezweifeln, daß die speziellen Bildungsbedingungen der Blüten bezw. der Samen sich von denen der Brutknospen etc. unterscheiden. Hierüber ist aber nur wenig bekannt; eigentlich sind bisher nur Korrelationen zwischen den beiderlei Organen konstatiert. Es kommt z. B. nicht selten vor, daß bei gleichzeitiger Produktion von Blüten und Brutknospen diese miteinander konkurrieren, und ein Samenansatz nur stattfindet, wenn die Bildung der Brutknospen verhindert werden kann (vgl. Lindemuth 1896). Von besonderem Interesse sind die Fälle, in denen die Brutknospen an Stelle von Blüten entstehen, z. B. Poa bulbosa u. v. a.; hier weiß man auch, daß gewisse, noch unbekannte äußere Faktoren die Blütenbildung bezw. die Brutknospenbildung fördern oder hemmen (Hunger 1887).

Zum Schluß noch einige Worte über die biologische Bedeutung der Fortpflanzung. Diese ist bei niederen Organismen im wesentlichen klar, denn der Nutzen, der dem Organismus durch Bildung von Schwärmsporen, in der Luft sich verbreitenden Sporen und Dauersporen erwächst, ist einleuchtend. Ebenso ist die Bildung von Früchten und Samen bei höheren Pflanzen verständlich; ob nun der Organismus diese Organe einmal bildet und dann abstirbt, oder ob er sie viele Jahre lang erzeugt, er sorgt so nicht nur für die Erhaltung, sondern auch für die Vermehrung seiner Art. Das Bestreben aber, sich auszudehnen, neue Standorte zu erobern, sehen wir bei allen Organismen; es ist eine so charakteristische Erscheinung der Lebewesen, daß vielfach der Eindruck entsteht, ihre ganze Existenz laufe darauf hinaus, Nachkommen zu erzielen. Wir schreiben, der „Eindruck" entsteht, denn es handelt sich bei solchen Fragen nach Zwecken um Anthropomorphismen; sie führen rasch zur Endfrage: „ja was ist eigentlich der Zweck der Organismen überhaupt"? — und auf diese Frage gibt es keine Antwort.

Wenn wir also im großen und ganzen das Auftreten von Fortpflanzungsorganen biologisch verstehen, so müssen wir zugeben, daß wir über die Existenzgründe verschiedener Arten derselben noch keine gegründeten Vorstellungen haben können. Nach unserer Ansicht erfüllen alle Fortpflanzungsorgane ihre Funktion, und es gibt Organismen, die sich ausschließlich durch eine einzige Art der Fortpflanzung erhalten und vermehren. Es ist oben erwähnt worden, daß Moebius zwischen Knospen und Keimen unterscheiden möchte. Er legt den Unterschied in die Art der Entstehung: Keime sollen durch Verjüngung entstehen, Knospen durch Wachstum und gewöhnliche Zellteilung. Eine Verjüngung liegt ebenso in der Bildung der Eizelle, wie in der Schwärmsporenbildung vor. Es ist aber nicht recht einzusehen, warum die Entstehung einer neuen Membran — denn etwas anderes wird ja bei Oedogonium nicht erneuert — von so wesentlicher Bedeutung für den Organismus sein sollte, wenn die alte Membran, wie das in diesem Fall zutrifft, tatsächlich ebensogut wachstumsfähig war. Man hat aber wohl bei der Bezeichnung „Verjüngung" auch gar nicht nur die Membran im Sinn, man denkt vielmehr an eine

„innere" Verjüngung, eine Verjüngung des Protoplasmas. STRASBURGER (1880) hat gezeigt, daß das Protoplasma bei der Schwärmsporenbildung von Oedogonium eine Umlagerung erfährt: Der Zellkern rückt durch das chlorophyllführende Protoplasma nach außen und kehrt später wieder in seine alte Lage zurück. Aehnliche Umlagerungen hat BERTHOLD (1886, S. 289) bei vielen „Vollzellbildungen" gefunden. Aber es ist nicht zu verstehen, wie durch solche Vorgänge eine „Verjüngung" ins Werk gesetzt wird, und vor allem liegt eben allen solchen Vorstellungen immer wieder die Idee zugrunde, das Protoplasma degeneriere, nutze sich bei ewigem Wachstum und einfacher Zellteilung ab, und gerade diese Vorstellung haben wir zu bekämpfen gesucht. Das Protoplasma mag sich „abnutzen", dann hat es aber zweifellos die Fähigkeit, sich zu regenerieren.

Aber ein Punkt ist in unserer bisherigen Diskussion noch ganz unberührt geblieben: warum muß der Bildung mancher Dauersporen der Thallophyten eine Zellenverschmelzung vorausgehen, die im Extrem als Geschlechtsakt aufzufassen ist? Warum entwickelt sich das Ei der Pteridophyten und Phanerogamen erst wenn es durch das Spermatozoid befruchtet wird? Davon in der nächsten Vorlesung.

Literatur zu Vorlesung 28.

BENECKE. 1898. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 453.
BERTHOLD. 1886. Protoplasmamechanik. Leipzig.
GOEBEL. 1893. Biolog. Schilderungen **2**, 217. Marburg.
— 1898/1901. Organographie. Jena.
HANSTEIN. 1877. Botan. Abhandl. **3**, Heft 3.
HIRN. 1900. Monographie d. Oedogoniaceen (Acta Soc. Sc. Fennicae **27**). Helsingfors.
HUNGER. 1887. Ueber einige vivipare Pflanzen u. die Erscheinung d. Apogamie. Diss. Rostock.
KLEBS. 1896. Ueb. die Fortpflanzungsphysiologie d. niederen Organismen. Jena.
— 1898. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 1.
— 1899. Jahrb. wiss. Bot. **33**, 513.
— 1900 a. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 80.
— 1900 b. Ber. D. bot. Ges. **18**, 201.
— 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena.
LINDEMUTH. 1896. Ber. D. bot. Ges. **14**, 244.
MOEBIUS. 1897. Beitr. z. Lehre v. d. Fortpflanzung d. Gewächse. Jena.
MONTEMARTINI. 1903. Atti Istit. Bot. Pavia N. S. **9**, 1.
PRINGSHEIM. 1855. Monatsberichte d. Akad. Berlin.
SACHS. 1887. Arb. bot. Instit. Würzburg **3**, 372.
— 1892. Flora **75**, 1.
STRASBURGER. 1880. Zellbildung u. Zellteilung, 3. Aufl. S. 81.
— 1900. Biolog. Centralbl. **20**, 657.
VOECHTING. 1893. Jahrb. wiss. Bot. **25**, 149.
WIESNER. 1902. Biologie d. Pflanzen, 2. Aufl. Wien.
WINKLER. 1903. Ber. D. bot. Ges. **21**, 96.

Vorlesung 29.

Befruchtung. Parthenogenesis. Bastarde. Vererbung.

Bei den Pflanzen so gut wie bei den Tieren gibt es, wie wir gesehen haben, eine eigentümliche Art der Fortpflanzung durch Ver-

schmelzung zweier, vorher getrennter Zellen, und im Extrem zeigen die verschmelzenden Zellen, ja sogar schon die Organe, die sie produzieren, so auffallende Unterschiede, daß man von einer geschlechtlichen Differenzierung und von einer „Befruchtung" der weiblichen Zelle durch die männliche sprechen kann, indem man die bei den höchsten Tieren bestehenden Verhältnisse als Maßstab der Beurteilung verwendet. Wenn wir jetzt der Frage nach der Bedeutung der Befruchtung näher zu treten suchen, wollen wir uns im wesentlichen an die ausgeprägten Fälle halten, wie wir sie bei Archegoniaten und Phanerogamen antreffen, und nicht untersuchen, ob die Befruchtung überall die gleiche Rolle spielt; da zweifellos Sexualprozesse nicht nur einmal, sondern mehrfach während der historischen Entwicklung der Organismen sich ausgebildet haben, muß man ja mit der Möglichkeit rechnen, daß sie an verschiedenen Stellen verschiedenen Sinn haben können, bei den Diatomeen z. B. einen anderen als bei den Phanerogamen (vgl. Klebs 1899).

Bei gewissen Algen liegt der Hauptunterschied zwischen der Eizelle und dem Spermatozoid in der sehr viel beträchtlicheren Größe des Eies. Beide Geschlechszellen sind aber sonst normale Zellen, beide haben Protoplasma, beide einen Kern, eventuell sogar beide Chromatophoren. Bei den Farnen und Phanerogamen aber tritt das Protoplasma in den männlichen Zellen immer mehr zurück; letztere bestehen fast nur noch aus einem Kern. Gänzlich fehlt freilich das Protoplasma nirgends, wohl aber, soweit wir wissen, die Chromatophoren. Unter diesen Umständen lag es nahe, in dem Kern der Spermazelle ihr wichtigstes Organ zu sehen, und ihn auch für die nächsten Folgen der Befruchtung verantwortlich zu machen. Bei der Befruchtung verschmelzen die Protoplasten der Zellen, und auch die beiden Kerne vereinigen sich; darauf beginnt die „befruchtete" Eizelle zu wachsen. Ohne Verschmelzung ist sowohl die Eizelle wie das Spermatozoid entwicklungsunfähig. Die erste Folge der Befruchtung liegt also in einer Aufhebung der Entwicklungshemmung, und man kann sich wohl vorstellen, daß der Eizelle etwas „gefehlt" hat, was ihr durch das Spermatozoid übermittelt wird, spezieller: daß ihrem Kern gewisse Stoffe abgehen, die der Spermakern besitzt. Die Möglichkeit liegt nun freilich vor, daß künftige eingehendere Studien noch wichtige qualitative Differenzen zwischen den beiden Kernen aufdecken können, einstweilen aber sind solche nicht gefunden; im Gegenteil, es hat sich gezeigt, daß Eikern und Spermakern die gleichen Stoffe enthalten, und unter diesen hat man dem Nuclein, als dem bestbekannten, die größte Aufmerksamkeit geschenkt. Gerade im Nucleingehalt hat aber Zacharias (1901), wenn auch im allgemeinen keine qualitative, so doch eine bedeutende quantitative Differenz festgestellt: der Eikern ist prozentisch viel ärmer an Nuclein als der Spermakern. Bei bestimmten Objekten, z. B. bei Marchantia, geht diese Differenz schließlich tatsächlich in eine qualitative über, denn hier kann man im befruchtungsreifen Eikern gar kein Nuclein auffinden. So bietet sich ganz von selbst die Hypothese: das reife Ei ist entwicklungsunfähig, weil es nicht genügend Nuclein enthält; bei der Befruchtung wird ihm solches zugeführt; das Spermatozoid aber kann sich nicht entwickeln, weil es zu wenig Protoplasma führt.

Von anderer Seite sind aber auch schon ganz andersartige Vermutungen ausgesprochen worden, von denen zwei hier Erwähnung

finden sollen. Die eine stützt sich auf die Vorgänge im Zellkern, die der Eireifung und Spermabildung vorangehen, und knüpft an die Verhältnisse des Tierreiches an. Hier ist des öfteren nachgewiesen, daß Ei- und Spermatozoidbildung mit Kernteilungen verknüpft sind, die von den typischen, früher besprochenen Kernteilungen stark abweichen und als Reduktionsteilungen bezeichnet werden. Bei gewöhnlichen vegetativen Teilungen werden die Chromosomen, die in einer ganz bestimmten und für die Spezies angeblich konstanten Zahl auftreten, der Länge nach durchgespalten, so daß jede Tochterzelle wieder dieselbe Anzahl erhält, wie die Mutterzelle. Auch bei den Kernteilungen, die der Bildung der Geschlechtszellen vorausgehen, tritt die gleiche Zahl von Chromosomen auf; da aber die Längsspaltung unterbleibt, so erhalten Ei und Spermatozoid nur die Hälfte der Normalzahl, und erst bei der Befruchtung wird diese wieder hergestellt. Ein Vorgang, der dieser Reduktionsteilung ähnlich ist, findet sich nun in der Tat auch bei den Phanerogamen: die Kerne im Embryosack und in den Pollenkörnern zeigen (von der Embryosackmutterzelle bezw. der Pollenmutterzelle an), stets nur halbsoviel Chromosomen als die vegetativen Zellen. Die Reduktion der Zahl kommt hier aber nicht durch Unterbleiben der Längsspaltung zustande, sondern dadurch, daß der Kernfaden mit einem Mal nur in halbsoviele Chromosomen zerfällt als bisher. Da nun von zoologischer Seite die Reduktionsteilung als Ursache der Entwicklungshemmung angesehen wird, so haben manche Botaniker, z. B. Juel (1900 b), der verringerten Chromosomenzahl dieselbe Bedeutung zuschreiben wollen. Abgesehen davon, daß in beiden Fällen die Chromosomenverminderung in ganz verschiedener Weise zustande kommt, stehen aber dieser Anschauung auch andere schwere Bedenken entgegen. Bei Besprechung des genetischen Zusammenhangs zwischen Pteridophyten und Phanerogamen in der vorhergehenden Vorlesung sahen wir, daß die ganze eine Generation der Farne, nämlich das Prothallium, an dem die Geschlechtsorgane entstehen, bei den Phanerogamen auf einige Zellteilungen in den Sporen rückgebildet ist. Bei den Farnen aber ist diese Prothalliumgeneration mit der halben Chromosomenzahl ausgestattet, und trotzdem ist sie einer lebhaften Entwicklung fähig. Die Chromosomenreduktion der Phanerogamen ist also offenbar ein Erbstück von den Farnen her und hat keine unmittelbare Beziehung zur Befruchtung, wie das bei der tierischen Reduktionsteilung der Fall zu sein scheint. Auch zeigen die Fälle von Apogamie bei den Farnen, bei denen ein Sporophyt ohne Vermittlung der Eizelle auf dem Prothallium entspringt, daß die Vermehrung der Chromosomenzahl nicht nur durch Befruchtung wiederhergestellt werden kann [1]); denn man wird kaum daran zweifeln dürfen, daß apogame Sprosse die gleiche Anzahl von Chromosomen besitzen wie die normalen. Indem wir wegen anderer Konsequenzen

[1]) Nach Farmer, Moore and Digby 1903 (Proceedings of the Royal Soc. 71, 453) soll bei apogamen Farnen eine Kernverschmelzung zwischen zwei vegetativen Zellen stattfinden, und der so entstandene Kern mit doppelter Chromosomenzahl soll den Ausgangspunkt für den apogamen Sproß abgeben. Wir möchten dieser vorläufigen Mitteilung gegenüber einen skeptischen Standpunkt einnehmen, und erst abwarten, ob die Verf. in der ausführlichen Abhandlung den Beweis erbringen, daß solche Kernverschmelzungen nur bei den apogamen Prothallien eintreten, und daß sie wirklich den Ausgang für die Neubildungen abgeben. Es könnte ja der Kernübertritt ähnlich wie bei den S. 206 besprochenen Beobachtungen Miehes eine Folge der Präparation sein!

der Chromosomenhypothese auf S. 462 verweisen, wenden wir uns noch zu einer weiteren Auffassung der Befruchtungserscheinung, die besonders in Boveri (1902) ihren Vertreter findet.

Es handelt sich um eine Hypothese, die auf zoologischem Boden erwachsen ist. Das Ei soll an der Entwicklung gehemmt sein, weil ihm ein bestimmtes Organ, das „Centrosoma", fehlt; der Einfluß des Spermatozoids liegt nicht darin, daß es einen Kern, sondern daß es ein „Centrosoma" bringt. Von einem solchen Zellorgan haben wir bisher noch nie gesprochen, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil es den höheren Pflanzen zweifellos fehlt. Die tierischen Zellen dagegen enthalten anscheinend sehr allgemein kleine Körnchen, die von strahligem Plasma umgeben sind und die Fähigkeit haben, sich zu teilen; man findet jeweils eines von ihnen an jedem „Pol" einer Kernspindel. Die Anschauung ist nun sehr verbreitet, daß diese Centrosomen eine höchst bedeutende Rolle bei der Kernteilung spielen, indem sie die Richtung der Kernspindel bedingen, „dynamische Zentren" darstellen. Namentlich gewisse Beobachtungen von Boveri lassen sich in diesem Sinne deuten. Wenn also das Ei kein Centrosoma, oder kein „aktives" Centrosoma besitzt, dann wäre ja verständlich, daß es sich nicht teilen kann, vielleicht auch begreiflich, daß es nicht wachsen kann. Boveri (1902) hat aber nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß seine Hypothese für die Pflanzen nicht gelten kann, da diesen eben die Centrosomen fehlen. Wenn wir aber Strasburger (1900 a) folgen und annehmen, das distinkte Centrosoma sei bei den höheren Pflanzen durch einen weniger scharf sich abhebenden Teil des Protoplasmas, das sog. „Kinoplasma", ersetzt, dann könnte man die Boverische Hypothese doch auch auf das botanische Gebiet übertragen.

Allein es gibt Tatsachen, welche auf das bestimmteste ergeben, daß keine der drei angeführten Anschauungen vollständig richtig sein kann. Alle drei stimmen ja darin überein, daß dem Ei etwas fehlen muß — und soweit sind auch alle drei Hypothesen richtig. Daß aber bei allen die spezielle Annahme über das fehlende Etwas nicht stimmt, das zeigen die Erscheinungen der Parthenogenese. Echte Parthenogenese, d. h. die Entwicklung einer unbefruchteten Eizelle zu einem Embryo, findet sich bei Pflanzen nicht häufig. Wo sie genauer untersucht ist, wie bei Antennaria alpina (Juel 1900 a) und bei Alchemillaarten (Murbeck 1901), da ist sie anscheinend zum normalen Prozeß für die betreffende Spezies geworden, und es ist fraglich, ob die Eizellen dieser Pflanzen überhaupt befruchtungsfähig sind. Der Versuch freilich wäre zu machen, und wenn normaler Pollen bei der betreffenden Art nicht vorkommt, so wäre das Experiment mit dem anderer, naheverwandter Spezies auszuführen. Der Versuch wäre von Interesse, weil Juel gefunden hat, daß bei Antennaria das Ei die unverminderte Chromosomenzahl der vegetativen Zellen besitzt, und weil er es aus diesem Grunde für befruchtungsunfähig hält.[1]) Für die Frage aber, die uns hier beschäftigt, sind beide Pflanzen ohne Bedeutung. Wichtig für uns sind dagegen die Marsileaarten, von denen mehrere eine Neigung zur parthenogenetischen Entwicklung zeigen. Wie Nathansohn (1900 a) feststellte, kann man durch erhöhte Temperatur den Prozentsatz der unbefruchtet zur Entwicklung schreitenden Eier

[1]) Wenn die Ansicht Kerners, daß Antennaria Hansii Kern. der Bastard von A. alpina ♀ und dioeca ♂ sei, zutrifft, dann ist Juels Behauptung hinfällig (vgl. Focke 1881, 194).

ganz erheblich steigern; in einem Versuch mit Marsilea vestita entwickelten sich bei 18° C nur 1,3 ‰, bei 35° C aber 73 ‰ Sporen parthenogenetisch. Es hat also die einzelne Eizelle die Fähigkeit, sich befruchtet und unbefruchtet zum Embryo weiter zu bilden, und im letzteren Fall liefert nicht das Hinzutreten eines Stoffes, sondern eine erhöhte Temperatur den Reiz zur Weiterentwicklung. Denn offenbar handelt es sich hier um einen Reiz, und wir müssen annehmen, daß dieser ebenso wie durch eine gewisse Temperatur auch durch Stoffe, die im Spermatozoon enthalten sind, geliefert werden kann. Daß diese Stoffe aber nicht etwa Nucleine sein müssen, oder gar organisierte Teile der Zelle, wie Centrosomen oder Chromosomen, darüber haben uns die Versuche von Loeb (1899 u. 1902) und Winkler (1900) an tierischen Objekten belehrt. Die Eier der Seeigel, die in der Natur wohl stets nur nach Befruchtung sich furchen, brachte Loeb durch Zugabe von $MgCl_2$, Winkler durch die Einwirkung von wässrigem Spermaextrakt des Seeigels (das kein Nuclein enthält) zur Entwicklung.

Wir gelangen also zu der Ueberzeugung, daß das Ei erst eines Entwicklungsreizes bedarf, ehe es in Wachstum und Teilung übergehen kann (man vgl. Solms 1900 und die dort zitierte Lit.), und damit kommen wir auf ein uns wohl bekanntes Gebiet. Denn wir haben ja früher schon gefunden, daß solche Entwicklungsreize weitverbreitet sind. Es sei nur nochmals daran erinnert, daß temporär entwicklungsunfähige Knospen durch Aether zur Entfaltung gebracht werden können, daß die Sporen mancher Moose im Dunkeln nur bei hoher Temperatur keimen und endlich, daß hohe Temperatur ganz allgemein bei der „Vermehrung durch Stecklinge" notwendig zu sein scheint. Auch ist bekannt, daß der Pollenschlauch in manchen Fällen nicht durch Befruchtung, sondern in anderer Weise — vermutlich durch Ausscheidung gelöster Stoffe — entwicklungsanregend wirkt; so z. B. werden die Samenknospen der Orchideen nur ausgebildet, wenn Pollenschläuche auf der Narbe keimen, und dieser zweifellos chemische Reiz kann nach Treub (1882) bei einer tropischen Orchidee auch durch gewisse Insekten bewirkt werden. Aber auch auf die Ausbildung der Früchte hat das Keimen der Pollenschläuche eine anregende Wirkung. Diese äußert sich namentlich bei gewissen Kulturpflanzen, die, etwa wie die Korinthen oder die Sultaninen, keine Samen produzieren, weil ihre Samenknospen degeneriert sind. Werden nun die Narben solcher Pflanzen gar nicht bestäubt, so fallen die Fruchtknoten ab; eine Bestäubung mit Pollen aber bewirkt hier ohne „Befruchtung" lebhaftes Wachstum (Müller-Thurgau 1898; vgl. auch Noll 1902).

Damit wären nun Beispiele von Aufhebung der Entwicklungsunfähigkeit durch Reize verschiedener Art zur Genüge angeführt, um zu zeigen, daß die diesbezügliche Wirkung des Spermatozoids nicht ohne Analogien dasteht. Es wird aber hier der beste Platz sein, einiger anderer Erscheinungen zu gedenken, die sich im Embryosack abspielen. Seit kurzem wissen wir, daß bei den Phanerogamen nicht nur die eine, mit dem Ei verschmelzende, sondern auch die zweite im Pollenkorn enthaltene Spermazelle in den Embryosack übertritt, und daß sich diese letztere mit den zwei Polkernen vereinigt, worauf diese erst dem Endosperm Entstehung geben (Nawaschin 1898, Guignard 1899). Ueber die Bedeutung, welche dieser zweiten Befruchtung in phylogenetischer Hinsicht zukommen mag, haben wir hier nicht zu diskutieren. Wir führen die Tatsache nur an, weil es sich vermutlich

auch hier um die Aufhebung einer Entwicklungshemmung handeln dürfte. Wahrscheinlich sind alle im Embryosack enthaltenen Kerne ohne einen bestimmten Reiz entwicklungsunfähig. Es bedarf aber zu ihrer Aktivierung durchaus nicht immer einer Kernverschmelzung. Es gibt eine ganze Reihe von Pflanzen, bei welchen der Embryo wie bei den apogamen Farnen nicht aus der Eizelle, sondern aus benachbarten Zellen hervorgeht (vgl. Ernst 1901), z. B. aus den Synergiden, den Antipoden oder gar aus den Zellen des Sporangiums außerhalb der Spore (Nucellus); besonders im letzteren Fall ist eine Verschmelzung mit einer Spermazelle vollkommen ausgeschlossen. Eines bestimmten äußeren Reizes zur Ausbildung solcher Adventivembryonen bedarf es aber in vielen Fällen doch. Bei Nothoscordum fragrans z. B. treten die Adventivembryonen erst dann auf, wenn die Eizelle normal befruchtet ist. Eine Nachuntersuchung wäre freilich nach den neuesten Erfahrungen dringend nötig, um so mehr, als ja andere solche Adventivembryonen (Caelebogyne ilicifolia [Strasburger 1878], vielleicht auch Euphorbia dulcis [Hegelmaier 1901]) bestimmt ohne jede Einwirkung eines Pollenschlauches oder gar einer Spermazelle zustande kommen. Es finden sich eben alle Uebergänge von der normalen Embryobildung bis zur Parthenogenese von Antennaria und Alchemilla und der adventiven Embryogenese bei Caelebogyne in der Natur realisiert; in den letzteren Fällen werden wir an innere Reize denken müssen, die die Entwicklung der betr. Zellen anregen.

Die angeführten Beispiele von Adventivembryonen sind übrigens auch noch von einem anderen Gesichtspunkt aus interessant. Es zeigt sich nämlich, daß alle Zellen, die im Embryosack enthalten sind oder in ihn hineingelangen, die gleiche Form annehmen wie der „normale" Embryo. Es muß also die Embryosackzelle einen diesbezüglichen Reiz auszuüben imstande sein (Juel 1900 a, Strasburger 1878).

Doch kehren wir jetzt zu den Erscheinungen der normalen Befruchtung zurück. Wir wissen, daß die Eizelle eines Entwicklungsreizes bedarf, und wir können vermuten, daß auch die Spermazelle für sich allein, vielleicht nur weil ihr das nötige Protoplasma fehlt, vielleicht auch aus anderen Gründen, nicht entwicklungsfähig ist. Für die erste Möglichkeit ließen sich die Erscheinungen von „Merogonie" anführen, die an tierischen und pflanzlichen Objekten (Rostafinski; Winkler 1901) beobachtet worden sind. Es wurden durch bestimmte Handgriffe Stücke von der Eizelle abgetrennt, die keinen Kern enthielten, und diese befruchtet. Die in ein Eifragment eingedrungene Spermazelle ist so in den Besitz einer ansehnlichen Plasmamasse gelangt und es tritt Entwicklung ein. Man kann aus diesem Experiment schließen, daß die Spermazelle durch das Protoplasma der Eizelle zur Entwicklung befähigt wird, daß es sich also dabei um „Andro"- oder „Ephebo"genese handelt, man kann ihm aber auch eine andere Deutung geben und sagen, der Eikern ist für die Entwicklung nicht nötig, es genügt, daß der Spermakern zum kernlosen Ei gelangt. — Nunmehr aber haben wir eine Frage von fundamentaler Wichtigkeit aufzuwerfen: Weshalb sind eigentlich die beiden Geschlechtszellen für sich allein nicht entwicklungsfähig? Tritt ihre Entwicklungshemmung aus inneren Gründen ein? Ist sie eine Alterserscheinung, und ist die Verschmelzung als ein Verjüngungsprozeß aufzufassen?

Letzteres ist oft behauptet worden, und doch dürfte es nicht zutreffen; aber freilich scharfe Argumente gegen diese Auffassung lassen sich nicht anführen. Wir begnügen uns deshalb mit dem Hinweis auf das, was früher gegen die Notwendigkeit einer Verjüngung gesagt wurde, und fügen hinzu, daß der Modus derselben doch ein sehr eigenartiger wäre. Denn es ist wirklich nicht einzusehen, wie durch Verschmelzung zweier greisenhafter Organismen ein jugendlicher entstehen sollte; mit dem gleichen Rechte könnte man doch auf eine Vermehrung der senilen Degeneration durch die Kopulation schließen. Wenn wir also der Verschmelzung eine passendere Deutung geben können, dann werden wir die Vorstellung von einer durch sie bedingten „Verjüngung" gern aufgeben.

Eine andere Deutung hat sich uns nun in den letzten Jahren immer mehr und mehr aufgedrängt, und es herrscht jetzt eigentlich eine ziemliche Uebereinstimmung bei zahlreichen Forschern darüber, daß die Verschmelzung zweier Zellen im Befruchtungsakte in erster Linie auf eine Kombination der Eigenschaften zweier Organismen hinausläuft. Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, z. B. durch die Spore der Algen und Pilze, löst sich eine Zelle von der Mutterpflanze ab, aus der sich ein neuer Organismus aufbaut; dieser hat die gleichen Eigenschaften wie der elterliche. Die Spore überträgt also die Eigenschaften des Elters auf das Kind, das letztere *erbt* die elterlichen Eigenschaften. Wenn nun in zwei Pflanzen oder in zwei Zweigen einer Pflanze Differenzen irgend welcher Art bestehen, so werden — wenigstens unter gewissen Umständen — diese Differenzen vererbt werden können. Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, die wir *monogen* nennen wollen, können also die individuellen Verschiedenheiten erhalten bleiben. Nehmen wir nun an, daß auch bei der geschlechtlichen (*digenen*) Fortpflanzung jede Zelle gewisse individuelle Differenzen ihres Mutterorganismus potentiell in sich trägt, daß sie, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die *Anlagen* dieser Eigenschaften in sich hat, so kommen im befruchteten Ei die Anlagen zweier Organismen zusammen und werden gemischt. Deshalb kann man mit Weismann (1892 b) die Befruchtung „*Amphimixis*" nennen. Insoweit herrscht nun unter den Autoren eine große Uebereinstimmung, als sie diese *Vermischung* als den wesentlichsten Charakter der Befruchtung betrachten; ob aber die Bedeutung der Mischung darin zu suchen ist, daß die individuellen Charaktere *ausgeglichen* werden, oder darin, daß durch Kombination der zwei Organismen *neue* Charaktere *geschaffen* werden, darüber wird noch gestritten.

Wir werden alsbald den Versuch machen, diese beiden Möglichkeiten des Näheren zu diskutieren. Zuvor aber wollen wir noch betonen, daß bei einer derartigen Auffassung der Befruchtung auch die beobachtete Entwicklungshemmung der Geschlechtszellen ganz von selbst die gewünschte neue Deutung erhält. Sie ist als *Anpassung* zu betrachten, *die erst die Verschmelzung ermöglicht*. Denn wenn das Ei oder das Spermatozoid sofort nach seiner Bildung sich mit einer neuen Zellwand umgäbe und anfinge zu wachsen, dann wäre eben eine Protoplasma- und Kernverschmelzung der beiden Zellen nicht möglich.

Wir dürfen aber nicht verschweigen, daß die vorgetragene Anschauung über das Wesen der Befruchtung nicht auf alle Vorgänge paßt, die man als Befruchtung zu bezeichnen pflegt. Wenn die in

einer Zelle einer Alge durch Teilung entstandenen Schwärmsporen schon beim Ausschwärmen aus der Mutterzelle paarweise kopulieren (vgl. S. 433), so können die individuellen Verschiedenheiten zwischen ihnen schwerlich so groß sein, daß eine Mischung derselben irgend einen Sinn hätte. Auch die im Staubblatt und im Fruchtblatt einer und derselben Blüte entstandenen Geschlechtszellen dürften kaum beträchtliche individuelle Differenzen in ihren „Anlagen" aufweisen. Aber es ist ja bekannt, daß zahllose Einrichtungen in den Blüten eine „Selbstbestäubung", also die Uebertragung des Pollens auf die Narbe der gleichen Blüte, verhindern und Befruchtung zwischen den Blüten benachbarter Zweige oder gar benachbarter Stöcke herbeiführen (Kreuzbefruchtung; Darwin 1876). Auch die Gameten eines Gametangiums sollen bei gewissen Algen nicht miteinander verschmelzen (Strasburger 1900 b, 306).

Wenn wir nun der bei der Befruchtung sich vollziehenden Kombination verschiedener Anlagen etwas näher nachgehen wollen, so stoßen wir sofort auf eine große Schwierigkeit: es fehlen systematische Versuche, in denen ausgesuchte, mit sichtbaren individuellen Differenzen versehene Exemplare miteinander gekreuzt und die Nachkommen derselben eingehender studiert wurden. Derartige Versuche auszuführen, dürfte auch sehr schwierig sein, weil die individuellen Merkmale bei Pflanzen meist nicht sehr groß sind. Deshalb müssen wir einen Schritt weiter gehen und die Kreuzungen zwischen verschiedenen Sippen (Rassen, Varietäten, Arten) studieren, die untereinander schon leichter faßliche Unterschiede aufweisen. Ueber solche Kreuzungen liegt eine umfangreichere Literatur vor. Die Sippen selbst betrachten wir als gegeben, — über ihre Entstehung handelt die folgende Vorlesung — und wir besprechen also hier nur den Erfolg ihrer Kreuzung, die Bildung der Bastarde. (Die ältere Literatur über diese findet man bei Focke 1881.)

Soweit bekannt, hat zum erstenmal 1717 Thomas Fairchild in England aus gärtnerischen Gründen einen Bastard hergestellt, indem er die Narben von Dianthus caryophyllus mit Pollen von D. barbatus bestäubte. Von Männern der Wissenschaft war es Koelreuter (1761), der die ersten Bastardierungsversuche im großen anstellte und jahrelang verfolgte. Ihm waren die Bastarde interessant, weil sie die Sexualität im Pflanzenreich, die so oft angezweifelt wurde, fest begründeten. Sein erster Bastard Nicotiana rustica ♀ + paniculata ♂ blühte im Sommer 1761. Seitdem sind ungezählte Bastarde zu wissenschaftlichen und gärtnerischen Zwecken gezüchtet, zahllose auch spontan wachsend aufgefunden worden, und dennoch zeigt die neueste Entwicklung unserer Wissenschaft, daß wir erst am Anfang unserer Kenntnisse stehen, und daß auf diesem Gebiete sich ein weites und interessantes Feld der Forschung öffnet. (Lit.: de Vries 1900, Correns 1900 u. ff., Tschermak 1900. Zusammenfassungen bei Correns 1901 a und 1903.)

Man kann nicht zwei beliebige Pflanzen zu einem Bastard vereinigen. Die Befähigung, Bastarde zu bilden, kommt nur nahe verwandten Pflanzen zu; nur selten gelingt es, zwei unter verschiedene Gattungen gestellte Arten zu verbinden, ungleich häufiger sind die Artbastarde, und im allgemeinen gelingt die Bastardierung um so leichter, je näher verwandt die Pflanzen sind. Doch läuft die Bastardierungsfähigkeit keineswegs mit der systematischen Verwandtschaft parallel. Das geht auf das schlagendste daraus hervor, daß

es in bestimmten Fällen gelingt, den Bastard A♀ + B♂ herzustellen, wenn das Gegenstück B♀ + A♂ nicht erzielbar ist; so kann Mirabilis Jalapa ♀ leicht durch longiflora♂ befruchtet werden, während umgekehrt die Befruchtung von longiflora durch Jalapa noch niemandem gelungen ist. Eine solche Tatsache erscheint auf den ersten Blick ziemlich unverständlich. Bedenkt man aber, daß das Gelingen einer Bastardierung nicht nur von der Fähigkeit der betreffenden Sexualzellen, miteinander zu verschmelzen, abhängt, sondern daß vor allen Dingen einmal diese Zellen einander genügend nahe rücken müssen, so sieht man leicht ein, wie ein derartiges Vorkommnis möglich wird. Gewöhnlich wird angenommen, die Pollenschläuche von Jalapa seien zu kurz, um den viel längeren Griffel von longiflora zu durchwachsen. Das kann zutreffen, aber auch eine andere Möglichkeit liegt vor, auf welche Burck neuerdings (1900) aufmerksam gemacht hat. Burck fand, daß manche Narben Stoffe enthalten, die nur Pollenkörner bestimmter, nicht die aller Arten der betreffenden Gattung zum Keimen reizen. Man wird also annehmen dürfen, daß mancher Bastardierungsversuch bisher nur aus dem Grunde erfolglos geblieben ist, weil die Pollenkörner gar nicht auf den fremden Narben keimen konnten. Vielleicht wird es zweckmäßig sein, bei manchen Bastardierungsversuchen zugleich mit den Pollenkörnern auch ein Tröpfchen des arteigenen Narbensekrets auf die fremde Narbe zu übertragen.

War die Bastardbefruchtung erfolgreich, so bilden sich Samen, die in Form, Farbe und Größe den normalen Samen der Mutterpflanze gleichen, und auch die Früchte werden von der männlichen Pflanze nicht beeinflußt. Eine Veränderung kann nur dort eintreten, wo der Inhalt des Pollenkornes unmittelbar zur Einwirkung gekommen ist, genauer gesagt da, wo die beiden Spermazellen mit Zellen des Embryosackes verschmolzen sind, also im Endosperm einerseits (Correns 1901, b.), im Embryo und der aus ihm hervorgehenden Pflanze andrerseits. Wir müssen hier von der Betrachtung der Bastard*endosperme* absehen und uns auf die Bastard*pflanzen* beschränken. Irgend eine allgemein gültige Regel über ihr Aussehen läßt sich nicht geben. Viele Artbastarde stellen genaue Mittelbildungen zwischen den beiden Eltern vor; so schreibt Koelreuter von dem „ersten botanischen Maulesel", der Bastardpflanze von Nicotiana rustica ♀ + paniculata ♂: „ich wurde mit vielem Vergnügen gewahr, daß sie nicht nur allein in der Ausbreitung der Aeste, in der Lage und Farbe der Blumen überhaupt, grade das Mittel zwischen den beyden natürlichen Gattungen hielten, sondern daß auch bey ihnen insbesondere alle zur Blume gehörigen Theile, die Staubkölbchen allein ausgenommen, gegen eben dieselben von den beyden natürlichen gehalten, eine fast geometrische Proportion zeigten." Auch die Floristen lassen sich beim Aufsuchen von Bastarden stets von dem Gesichtspunkt leiten, diese müßten Mittelbildungen zwischen den Stammarten sein. In neuerer Zeit ist man aber mehr und mehr darauf aufmerksam geworden, daß dies nur eine von vielen Möglichkeiten ist. Namentlich bei einander näher stehenden Sippen *fehlen* oft Mittelbildungen; es trägt z. B. der Bastard zwischen einer roten und einer weißen Erbse rote und nicht etwa hellrote Blüten. Besaß dann die weißblütige Erbse gelbe Kotyledonen, die rotblütige grüne, so hat der Bastard *gelbe* Kotyledonen. Aus diesem Beispiel ergibt sich zugleich, daß im Bastard nicht einfach die *eine* Art prävaliert bezw. allein zum Vorschein

kommt, sondern daß die einzelnen Merkmale der beiden Arten gewissermaßen einen Kampf führen, in welchem eventuell in einem Merkmal die eine, in einem anderen die andere Art siegen kann. Man kann deshalb mit Correns von dominierenden und rezessiven Merkmalen reden und kann die Bastarde mit solchen ungleich starken Merkmalen als heterodyname bezeichnen, im Gegensatz zu den homodynamen, die mehr oder weniger genaue Mittelbildungen hervorbringen. Eine weitere Komplikation tritt aber noch dadurch ein, daß bei gewissen Bastarden nicht ein für allemal feststeht, welches Merkmal dominierend, welches rezessiv ist, sondern daß der Erfolg in jedem einzelnen Falle, wo die Merkmale zusammen kommen, verschieden ausfällt. Es können also die einzelnen Individuen, die durch eine einzige Bastardbestäubung entstanden sind, untereinander verschieden sein und in einem oder in allen Merkmalen bald mehr dem Vater, bald mehr der Mutter gleichen (manche Hieracien, Mendel 1870), oder die einzelnen Bastarde können zum Teil ganz der Mutter, zum anderen Teil ganz dem Vater gleichen (Erdbeeren, Millardet 1894). Auch kann schließlich in noch anderen Fällen die Entscheidung, welches Merkmal siegt oder wie stark ein Merkmal auftritt, gar nicht bei der Befruchtung selbst fallen, sondern es können sich die einzelnen Zweige, oder einzelne Gewebe, einzelne Zellen oder gar Zellteile einer und derselben Bastardpflanze verschieden verhalten. Beispiele für solche „Mosaikbastarde" hat schon Naudin (1862) gefunden, so bei dem Bastard von Datura laevis ♀ + Stramonium ♂, der neben solchen Früchten, die durch kleinere Stacheln die Mitte zwischen der großstachligen Stramonium und der stachellosen laevis halten, auch andere trägt, die einseitig kahl, anderseitig stachlig sind.

Wenn also auch der Bastard vielfach auf den ersten Blick als eine Neubildung erscheint, so ergibt doch ein genaueres Studium, daß nur die Kombination der Merkmale an ihm neu ist; neue Merkmale scheinen bei der Bastardierung nicht zu entstehen. Es gibt aber freilich Ausnahmen: der Bastard zwischen den grünstengligen und weißblütigen Arten Datura ferox und laevis hat braune Stengel und violette Blüten; er scheint also ein neues Merkmal, die Pigmentbildung, bekommen zu haben. In Wirklichkeit aber (vgl. Weismann 1892 a, S. 421) verhält sich die Sache anders; die weißblütigen Arten stammen von violettblütigen ab und haben den Charakter der Pigmentbildung, wie man zu sagen pflegt, in latenter Form beibehalten (vgl. S. 461). Beim Bastard tritt er dann in Erscheinung. Ob aber alle bei Bastarden auftretenden unerwarteten Färbungen in der gleichen Weise erklärt werden können, muß dahingestellt bleiben. Sehr viel häufiger als diese Differenz in der Färbung zwischen dem Bastard und den Eltern tritt uns ein anderer Unterschied entgegen: Die Bastarde unterscheiden sich in der Regel durch ihre „Vegetationskraft" von den reinen Rassen. Dieselbe kann geschwächt sein, wenn die Bastarde aus beträchtlich verschiedenen Arten hervorgegangen sind; dann keimen die Samen schlecht und die Pflänzchen sind schwer aufzuziehen. Oder — und das trifft bei Bastarden zwischen näherstehenden Sippen zu — „sie zeichnen sich durch Größe, Schnellwüchsigkeit, frühe Blühreife, Blütenreichtum, längere Lebensdauer, starke Vermehrungsfähigkeit, ungewöhnliche Größe einzelner Organe und ähnliche Eigenschaften aus" (Focke 1881, S. 475). Wenn nun z. B. Datura Tatula ♀ + Stramonium ♂

über 2 m hoch wird, während die Eltern nur ungefähr 1 m Höhe erreichen, so kann man wohl sagen, der Bastard hat ein neues Merkmal; aber es ist doch nur eine quantitative, keine qualitative Veränderung vor sich gegangen, wie man sie auch durch andere Mittel, z. B. gute Ernährung bei der Samenbildung, gute Düngung bei der Keimung, erzielen kann. Einen ernsthaften Einwand gegen den Satz, daß die Bastarde keine neuen Merkmale aufweisen, wird man also aus der gesteigerten „Vegetationskraft" ebensowenig entnehmen, wie aus einer anderen, ebenfalls häufig vorkommenden Eigentümlichkeit, der geringen Fertilität der Bastarde. Diese äußert sich zumeist in schlechtem oder ganz sterilem Pollen; selten sind auch die Samenknospen unvollkommen. Deshalb kann man von sehr vielen Bastarden Früchte und Samen nur dann erhalten, wenn man sie mit dem Pollen einer reinen Sippe bestäubt. Es gibt aber immerhin eine Reihe von Bastarden, die mit ihrem eigenen Pollen Samen geben, die also völlig fertil sind (Salix; Hieracium). Als Extrem von Sterilität sind manche Rhododendron-, Epilobium- etc. Bastarde zu nennen, die überhaupt keine Blüten mehr bilden (vgl. S. 460).

Fragen wir nun, wie die Bastarde zweiter Generation aussehen, also die Pflanzen, die aus den Samen der bisher betrachteten Bastarde erster Generation erwachsen, so können wir hier noch viel weniger als dort allgemeine Regeln aufstellen, selbst wenn wir die selbststerilen Bastarde ganz beiseite lassen. Unter den fertilen gibt es zweifellos solche, die bei Selbstbefruchtung eine ihnen völlig gleiche Nachkommenschaft liefern (Mendels Hieracienbastarde, Correns 1901 a, S. 75, 80), und ihnen stehen andere gegenüber, deren Nachkommen verschiedenartig ausfallen. Gerade die letzteren sind in neuester Zeit eingehender studiert worden, und man hat namentlich auch (nach Mendels Vorgang) das Zahlenverhältnis der einzelnen Abänderungen verfolgt. Zu dem Zweck mußten alle oder wenigstens sehr viele der gewonnenen Samen ausgesäet werden, während früher offenbar die Versuche in kleinerem Maßstab ausgeführt wurden, und deshalb vielfach aus ihnen über Konstanz oder Inkonstanz der Bastardprogenies keine Schlüsse gezogen werden können. Die Ergebnisse der neuesten Literatur, die z. T. recht kompliziert sind, können wir hier nur an einem einfachen Beispiel erörtern. Wir wählen einen Erbsenbastard, der aus zwei Rassen entstanden ist, die sich nur durch ein einziges Merkmal, nämlich durch die Farbe der Blüten unterscheiden sollen, die bei Rasse a rot, bei b weiß ist. Wie wir gesehen haben, ist dann rot die dominierende Eigenschaft. Alle Bastarde erster Generation tragen also rote Blüten. Lassen wir in diesen durch Selbstbefruchtung Samen entstehen, so trägt zwar die Mehrzahl der Bastarde zweiter Generation rote Blüten, einige aber auch weiße. Eine Zählung ergibt, daß 25 weißblütige auf 75 rotblütige Pflanzen entfallen. Die Nachkommen der weißblütigen Pflanzen bleiben nun alle weiß, die der rotblütigen dagegen bleiben zu $^1/_3$ dauernd ungeändert (rot), zu $^2/_3$ aber zerspalten sie sich in 25 Proz. weiße und 75 Proz. rote. Zur Erklärung dieses höchst eigenartigen Verhaltens machte schon Mendel (1866) die Annahme, der Bastard bilde zweierlei Fortpflanzungszellen, solche mit Anlagen für rote und solche mit Anlagen für weiße Blüten, und zwar beiderlei Arten in gleicher Zahl. Dann werden ebenso häufig zwei Sexualzellen mit den gleichen Anlagen als solche mit ungleichen Anlagen aufeinander treffen. Bei 100 Befruchtungen

treffen 50 mal gleiche Anlagen aufeinander, also 25 mal Anlage für weiß mit weiß, 25 mal rot mit rot, und 50 mal treffen sich ungleiche Anlagen; ob dann rot mit rot zusammenkommt, oder mit weiß, ist gleichgültig; da rot dominiert, müssen (50 + 25 =) 75 Proz. der zweiten Generation rot blühen, und nur die 25 Proz., in denen weiß mit weiß zusammen traf, blühen weiß. Diese 25 Proz. haben aber ein für allemal die Fähigkeit verloren, rote Blüten zu bilden, und darin liegt der Beweis, daß die Sexualzellen des Bastardes nur eine Art von Anlagen enthalten, während in der vegetativen Zelle beiderlei Anlagen vorhanden waren. Es tritt also bei der Bildung der Sexualzellen eine „Spaltung" der Anlagen ein. Unter den 75 rotblühenden haben dann 25 nur die Anlage für rot; sie unterscheiden sich von den 50 anderen, die daneben auch weiß führen, erst bei der Geschlechtszellenbildung; denn die 25 bilden nur einerlei Geschlechtszellen, die 50 aber spalten wieder. Nehmen wir an, jede Pflanze bringe nur vier Nachkommen hervor, so können wir folgende Uebersicht über das Zahlenverhältnis zwischen den Exemplaren mit weißen, roten und gemischten (rot + weiß) Anlagen in fünf Generationen geben:

I. Generation	II. Generation	III. Generation	IV. Generation	V. Generation
	1 weiß →	4 weiß →	16 weiß →	64 weiß
		2 weiß →	8 weiß →	32 weiß
			4 weiß →	16 weiß
				8 weiß
1 rot + weiß	2 rot + w.	4 rot + w.	8 rot + w.	16 rot + w.
				8 rot
			4 rot →	16 rot
		2 rot →	8 rot →	32 rot
	1 rot →	4 rot →	16 rot →	64 rot

Man ersieht also, daß das Merkmal „weiße Blüte", das in der ersten Generation verschwunden zu sein scheint, in der zweiten schon mit 25 Proz. wieder auftritt und nun rasch zunimmt, so daß schon in der fünften Generation fast kein Unterschied mehr in der Zahl der Exemplare mit weißen und roten Blüten besteht.

Die angeführte Mendelsche Spaltungsregel hat keine allgemeine Gültigkeit — das ist schon hervorgehoben —; es gibt Bastarde, die gar nicht spalten, und auch solche, die in einem anderen Zahlenverhältnisse spalten. Wie es scheint, kommen die Spaltungen gerade bei Bastarden von nahverwandten Sippen vor, und die Artbastarde spalten nicht; auch kann in einem Merkmal Spaltung eintreten, wenn ein anderes ungespalten bleibt. Jedenfalls aber ist das Spalten oder Nichtspalten nicht davon abhängig, ob sich die Merkmale bei der Bildung der Bastarde homodynam oder heterodynam verhalten haben. — So interessant auch ein weiteres Eingehen auf diese Fragen wäre, insbesondere auf das Verhalten von Sippen, die sich in mehreren Merkmalen unterscheiden, so müssen wir uns doch mit dem Gesagten begnügen und nur noch zum Schluß die Frage aufwerfen, was sich denn aus den Tatsachen über Bastardierung für die Beurteilung der Befruchtungserscheinungen entnehmen läßt.

Da könnte man zunächst auf das üppigere Wachstum so vieler Bastarde hinweisen und auf die Erfahrungen Darwins, wonach die aus Kreuzbefruchtung erzielten Samen kräftigere Pflanzen geben, als die durch Selbstbestäubung erhaltenen, und könnte hieraus deduzieren wollen, daß die Befruchtung eben doch eine Auffrischung, eine „Ver-

jüngung" des Protoplasmas herbeiführe; dann läge ja die Annahme nahe, das Protoplasma werde ohne eine solche Verjüngung, also bei dauernd vegetativer Vermehrung, schließlich altersschwach. So sicher die Tatsache des kräftigeren Wachstums der Bastarde ist, so unsicher ist der darauf gegründete Schluß. Niemand hat nachgewiesen, daß das kräftigere Wachstum von dem Verschmelzen der beiderlei Anlagen abhängt, von dem doch die Bastardbildung bedingt ist, und es will uns fast wahrscheinlicher vorkommen, in demselben Reiz, der die Entwicklungshemmung des Eies aufhebt, auch die Ursache der kräftigeren Entwicklung des Bastardes zu erblicken. Dieser Reiz könnte in einer löslichen chemischen Verbindung bestehen. Wir haben ja seinerzeit Wachstumsförderung durch „Gifte" besprochen; mit der Giftwirkung von $CuSO_4$ und anderen Substanzen könnte man aber in der Tat diese Wirkung der Bastardierung vergleichen, zeigt sich doch auch hierbei, wie bei den Bastarden, manchmal parallel mit der Hebung des vegetativen Wachstums eine Hemmung in der Ausbildung der Fortpflanzungsorgane (vgl. S. 108 u. 458). Wenn die Bastarde entfernter Sippen ein schwaches Wachstum zeigen, und wenn bei noch geringerer Verwandtschaft Bastarde überhaupt nicht mehr möglich sind, und der Pollen einer Sippe die Narbe der anderen schädigt, so sind auch das Vorkommnisse, die auf Giftwirkungen hinweisen.

Neben dem Wachstumsreiz soll aber die Befruchtung auch eine Kombination von zwei Protoplasten mit ihren individuellen Anlagen herbeiführen. Was lehren in der Beziehung die Bastarde? Zweifellos zeigen sie, daß eine solche Kombination eintritt; aber sie geben keinen Aufschluß darüber, was die nächste Folge dieser Kombination ist. Wegen des verschiedenen Verhaltens der Bastarde können wir nicht sagen, ob bei einer Befruchtung zwischen zwei Individuen eine Mittelbildung entsteht, also die individuellen Differenzen ausgeglichen werden, die Art konstant erhalten wird, oder ob umgekehrt durch Kombination der Merkmale neue Typen geschaffen und erhalten werden, die Art also vielgestaltiger wird.

Wenn demnach die Bastarde zurzeit die aufgeworfenen Fragen nach der Bedeutung der Befruchtung nicht aufhellen, so sind sie doch in einer anderen Frage fundamentalster Bedeutung von großer Wichtigkeit. Wir meinen die Vererbung, also die Erscheinung der Uebertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Kinder. Die Vererbung ist eine Eigentümlichkeit der Organismen, die sich ebenso bei der einfachsten Form der Fortpflanzung, bei der Zweiteilung, wie beim kompliziertesten Sexualakt zeigt. Während sie aber im ersten Fall geradezu als etwas Selbstverständliches gelten kann, ist sie im zweiten höchst wunderbar. Wenn wir die Teilung einer Spirogyrazelle z. B. betrachten, so sehen wir das Protoplasma, den Zellkern, die Chloroplasten, in zwei Hälften zerfallen, und diese Hälften haben die Fähigkeit, zu wachsen. Würden sie bei diesem Wachstum Eigenschaften annehmen, die in der Mutterzelle nicht vorhanden waren, so wäre das gewiß viel auffallender und schwerer erklärlich, als wenn jede Hälfte die Eigenschaften des Ganzen hat, wie es tatsächlich zutrifft. Betrachten wir nun aber eine komplizierte Pflanze, etwa einen Hutpilz, ein Moos, so finden wir da einzelne Zellen (die Sporen) ausgebildet, denen die Fähigkeit zukommt, zu wachsen und eine neue Pflanze zu bilden, die in allen Teilen der alten Pflanze ähnlich ist. Es müssen also in der einzelnen Sporenzelle die Anlagen für den ganzen

Organismus enthalten sein, und es müssen auch Vorrichtungen getroffen sein, welche dahin wirken, daß diese Anlagen in einer ganz bestimmten für den Organismus charakteristischen Weise zur Entfaltung gelangen. Fassen wir gar die sexuelle Fortpflanzung ins Auge, so haben wir bei den Bastarden mit Sicherheit konstatieren können, daß in beiden Geschlechtszellen Anlagen für einen ganzen Organismus vorhanden sind, und demnach muß die befruchtete Eizelle Anlagen für zwei Organismen enthalten; aber es geht nur ein Organismus aus ihr hervor. Da nun aber in bestimmten Fällen sicher nachgewiesen ist, daß die Anlagen nicht etwa nachträglich verschmelzen, so kommen wir zu der Vorstellung, daß in jeder geschlechtlich erzeugten Pflanze zahlreiche Anlagen nicht zur Entfaltung kommen, latent bleiben.

Wir können die Probleme der Vererbung hier nicht in ihrem vollen Umfang behandeln, aber wir wollen sie wenigstens soweit kurz besprechen, als sie durch die Vorgänge bei der Befruchtung und Bastardierung aufgehellt werden. Wir richten dabei unser Augenmerk vor allem auf die Frage nach der materiellen Grundlage, nach dem Sitz der Vererbung.

Bei der Teilung von Spirogyra brauchen wir in dieser Hinsicht keine besondere Theorie aufzustellen. Alle Organe der Tochterzelle sind Teile der gleichen Organe der Mutterzelle. Hier hat also der Kern die Kerneigenschaften, der Chloroplast die Chloroplasteneigenschaften übertragen etc. Vergleichen wir damit die Entwicklung einer Blütenpflanze aus der Eizelle, und halten wir uns zunächst nur an die einzelnen Zellen, die aus ihr hervorgehen! Das Protoplasma und der Zellkern einer jeden derselben sind auch hier Derivate des Plasmas bezw. des Kernes der Eizelle; man wird also ungezwungen alle Eigenschaften des Plasmas als vom Plasma, alle Kerneigentümlichkeiten als vom Kern vererbt annehmen dürfen. Aber schon bei den Chromatophoren stoßen wir auf Schwierigkeiten. Soweit bekannt, besitzt nur das Ei solche, die Spermazelle führt keine; sollte eine eingehendere Untersuchung hier zu einem anderen Resultat gelangen, und das erscheint durchaus möglich, so wäre zu erwarten, daß auch die Chromatophoren bei der Befruchtung verschmelzen, wie es Kern und Protoplasma tun. Nach dem gegenwärtigen Standpunkt aber müßten entweder die Chromatophoreneigenschaften des Vaters nicht vererbbar sein, oder sie müßten durch einen anderen Teil der Zelle, also durch das Protoplasma oder den Kern oder beide, übertragen werden. Eine solche Annahme der Uebertragung einer Eigenschaft durch einen Zellteil, der nicht selbst ihr Träger war, läßt sich nun aber keinesfalls umgehen, denn nicht alle Eigenschaften der Zelle sind an Zellorgane gebunden, die sich teilen können, und die sich nur durch Teilung vermehren. Die Vakuolenwand mit ihrem Inhalt und die Hautschicht mit ihrem Produkt, nämlich der Zellwand, sind z. B. solche Teile der Zelle, die sich bei der Vererbung nicht selbst übertragen können. Die Fähigkeit, solche Teile zu bilden, die zweifellos der Eizelle innewohnt, ist es, was man als „Anlage dieser Teile in der Eizelle“ bezeichnet. Wir wollen nun untersuchen, ob sich Gründe für eine bestimmte Lokalisierung der Anlagen anführen lassen. — Wenn wir auch nicht wissen, was die „Anlagen“ eigentlich sind, so müssen wir doch voraussetzen, daß sie am Protoplasma haften. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß jedes beliebige Protoplasmateilchen als Träger von Anlagen funktioniert; seit Nägeli (1884) hat

man sich gewöhnt, das Protoplasma, das die Anlagen enthält, und das die übrigen Plasmamassen in eine bestimmte Entwicklung zwingt, als „Idioplasma“ zu bezeichnen; das übrige Protoplasma faßt man als Trophoplasma zusammen. Nägeli dachte sich das Idioplasma als netziges Gerüst, das die ganze Zelle durchzieht; in neuerer Zeit hat man aber eine größere Lokalisierung des Idioplasmas wahrscheinlich zu machen gesucht.

Namentlich von zoologischer Seite (Haeckel 1866) wird sehr allgemein der Kern als Träger der Vererbung, also auch des Idioplasmas, bezeichnet (man vgl. bes. Haecker 1902), und es haben sich auch auf botanischer Seite Forscher wie Strasburger (1884) und de Vries (1889) dieser Ansicht angeschlossen, oder sie selbständig zu begründen gesucht. Man weist zu ihrer Begründung wohl stets in erster Linie darauf hin, daß bei der Befruchtung die männlichen Elemente nur oder fast nur aus dem Kern bestehen. Auch hat man sich mit der Annahme der Lokalisierung des Idioplasmas im Kern nicht begnügt, man hat noch speziellere Hypothesen gemacht und betrachtet z. B. die Chromosomen des Kernes als die Träger der Vererbung. Man denkt dabei an die Vorgänge bei der Zellteilung und bei der Befruchtung. Bei jeder normalen Zellteilung werden die Eigenschaften der Mutterzellen auf beide Tochterzellen gleichmäßig verteilt, es müssen also die Teile, die als Träger der „Anlagen“ funktionieren, in zwei genau gleiche Hälften gespalten werden. Das trifft nun bei den Chromosomen in der Tat bei der bekannten Spaltung zu, die jeder Tochterzelle eine Längshälfte eines jeden Chromosomen zuführt. Die Träger der einzelnen Anlagen sollen nämlich in der Längsrichtung des Chromosomen aneinander gereiht sein und etwa den in Einzelfällen mikroskopisch sichtbaren Chromatinkörnern, die durch „Lininscheiben“ voneinander getrennt sind, entsprechen. Diese Chromatinkörner, sowie ihre Längsanordnung zum Chromosomen, müßten dann aber notwendig auch im ruhenden Zellkern erhalten bleiben, wo man nichts von ihnen sieht. In der Tat hat man diese Konsequenz der Anschauung gezogen, man betrachtet die Chromosomen als dauernde Organe des Zellkerns, die nur durch Teilung, und zwar durch Längsteilung, sich vermehren aber nie neugebildet werden. Auffallend ist ja, daß die Chromosomen bei jeder Teilung in gleicher Anzahl auftreten, noch auffallender ihr Verhalten bei der Befruchtung im Tierreich. Dort tritt die sog. Reduktionsteilung (S. 450) ein, Ei und Spermatozoid haben nur die Hälfte der Chromosomen der vegetativen Zellen, und so wird verhindert, daß die Zahl der Chromosomen mit jeder Befruchtung sich verdoppelt. Daß aber der Spermakern die gleiche Zahl von Chromosomen enthält wie der Eikern, das betrachtet man wiederum als Beweis dafür, daß die Chromosomen tatsächlich die Träger der Vererbung seien, denn im allgemeinen erben die Kinder von Vater und Mutter gleich viel.

Wir haben damit die Grundlagen angedeutet, auf denen gewisse moderne Vererbungstheorien aufgebaut sind, so insbesondere die Weissmannsche Keimplasmatheorie (1892 u. 1902), deren wesentliche Charakterzüge damit freilich nicht erschöpfend behandelt sind. Diese Weissmannsche Theorie ist jedenfalls die erste Vererbungstheorie, die weitgehend ins Detail ausgearbeitet und mit größter Konsequenz durchgeführt ist. Ist sie schon aus diesem Grunde bewunderungswürdig, so steigt ihre wissenschaftliche Bedeutung noch sehr wesentlich, wenn man bedenkt, eine wie große Anregung zu zahllosen Spezialuntersuchungen sie gegeben hat. Wenn wir sie trotzdem hier nicht in extenso mitteilen,

so geschieht das nicht nur in Rücksicht auf die räumlichen Grenzen, die sich dieses Buch gesteckt hat, sondern auch aus sachlichen Gründen: die Botaniker müssen unseres Erachtens diese Theorie ablehnen. Eine ausführliche Begründung dieser ablehnenden Haltung können wir hier nicht geben, wir beschränken uns darauf, auszuführen, daß die oben erwähnten Fundamente der Theorie auf äußerst unsicherem Boden ruhen, mit anderen Worten, daß die ausschließliche Verlegung der „Anlagen" in die Chromosomen oder überhaupt in den Kern nicht bewiesen ist.

Wir beginnen mit der Frage nach der Individualität der Chromosomen. Bei der großen Mehrzahl der Kernteilungen wird der Unbefangene den Eindruck gewinnen, daß die Chromosomen in den sog. Prophasen der Teilung gebildet werden, um in den Anaphasen wieder zu verschwinden. Die gleiche Zahl der Chromosomen kann ja doch auch darauf beruhen, daß vor jeder Teilung die Menge des Chromatins eine annähernd gleich große ist. Auch gibt es Angaben genug, die beweisen, daß die Konstanz der Chromosomenzahl oft mehr ein Wunsch des Beobachters als wirkliche Tatsache ist. Sehr häufig kann man die Chromosomen gar nicht so sicher zählen und begnügt sich dann damit festzustellen, ob sie ungefähr der Normalzahl oder deren halbem bezw. doppeltem Wert entspricht. Auch ist durch Guignard (1891) ein Beispiel einer sehr auffallenden Anomalie in der Chromosomenzahl bekannt geworden. Der primäre Embryosackkern von Lilium hat bei seiner ersten Teilung 12 Chromosomen; der eine der beiden so gebildeten Tochterkerne weist auch bei den beiden folgenden Teilungen stets 12 Chromosomen auf, der andere (untere) aber zeigt bei der ersten Teilung deren 16 oder mehr, bei der zweiten 20 bis 24. Damit ist jedenfalls bewiesen, daß die Chromosomen sich nicht nur durch Längsspaltung vermehren können. Aehnliche Beobachtungen hat Dixon (1894) im Prothallium von Pinus gemacht, wo die großen Kerne der Archegonwandzellen mehr als die doppelte Zahl von Chromosomen besitzen als die ersten Prothallialzellen. Endlich wäre noch die Vermehrung der Chromosomen in den apogamen Farnkräutern zu nennen (vgl. S. 450). Auch tritt bei der Sporenbildung, wie oben auseinandergesetzt, eine Verminderung der Chromosomen nicht etwa dadurch ein, daß, wie bei den Tieren, eine Längsspaltung unterbleibt, sondern dadurch, daß der Kernfaden nur in die Hälfte der Chromosomen zerfällt. Wir schließen aus alledem: die Chromosomen sind keine Organe der Zelle wie die Chromatophoren und der Zellkern; sie werden vielmehr bei jeder Teilung neugebildet. Damit fällt ein Hauptbeweis für ihre Funktion als Träger der Vererbung.

Von der Tatsache ausgehend, daß die Internodialzellen der Characeen nicht regenerationsfähig seien, hat man die Behauptung ausgesprochen, daß nur bei normaler Kernteilung zwei erbgleiche Zellen entstehen könnten; die genannten Internodialzellen zeigen nämlich späterhin die sog. direkte Kernteilung, bei der keine Chromosomen und keine Längsspaltungen von Chromosomen zu finden sind. Bei ihrer Entstehung aber teilt sich der Kern durchaus in der typischen Weise, und die Schwesterzelle, der Characeenknoten, hat die Regenerationsfähigkeit vollkommen. Es könnten also vielleicht die späteren indirekten Kernteilungen in der Internodialzelle die Folge der Regenerationsunfähigkeit sein, sie sind aber niemals deren Ursache. Zum Ueberfluß hat noch Nathansohn (1900 b) für Spirogyra und

Wasiliewski (1903) für Faba gezeigt, daß durch bestimmte Eingriffe die typische Kernteilung in die direkte übergeführt werden kann, ohne daß die Zellen in ihren Potenzen irgend welche Einbuße erleiden. Außerdem gibt es ja Zellen genug, die diese oder jene Funktion, z. B. die Regeneration, nicht ausüben können, deren Kern aber doch in typischer Weise entstanden ist. Kurz, ein irgend wie stichhaltiger Beweis für die Lokalisierung des Idioplasmas in den Chromosomen existiert nicht.

Aber die Chromosomen bilden ja den Kern nicht allein; vielleicht ist eine andere Kernsubstanz das Substrat der Vererbung. Völlig abweisen müssen wir die Vermutung, der Kern habe nur die Funktion als „Reservestoffbehälter" für die Vererbungssubstanz zu dienen, denn dann wäre er in den Fällen wie bei Spirogyra überhaupt überflüssig. Aber auch wenn man dem Kern außer der Vererbung noch andere Funktionen zuerkennt, die Vererbung aber ihm allein zuteilt und das Plasma davon ausschließt, so können wir dem nicht zustimmen. Entscheidend ist für uns, daß überall die männlichen Zellen außer dem Kern noch Protoplasma führen — auf die Menge desselben Wert zu legen, scheint uns nicht erlaubt. Auch bei den Phanerogamen gibt Strasburger (1900 b), der selbst die „Kerntheorie" vertritt, noch ganz neuerdings den Uebertritt von Protoplasma mit dem männlichen Kern in den Embryosack zu; er fügt freilich hinzu, es werde im Embryosack undeutlich. Auch Guignard (1900, 373) hat Protoplasma aus der männlichen Zelle zum Ei übertreten sehen.

Wenn die Experimente Boveris einwandfrei wären, so würden sie einen äußerst strikten Beweis für die Kerntheorie liefern: Boveri befruchtete kernlose Eier eines Seeigels mit dem Sperma eines anderen Seeigels und erzielte Bastarde mit nur väterlichen Eigenschaften. Leider lassen sich wichtige Einwände gegen diese Experimente machen (vgl. A. Meyer 1902, S. 173).

So müssen wir also zurzeit die Frage nach der Lokalisierung der Erbsubstanz unentschieden lassen, oder wir müssen annehmen, daß sie ebensogut im Kern, wie im Protoplasma, vielleicht auch in den Chromatophoren zu suchen sei. Und wenn wir schon nicht anzugeben wissen, wo diese Substanz sich findet, so sind wir über die Art ihrer Wirkung völlig im Dunkeln.

Nachdem wir nun die Verteilung des Idioplasmas in der Zelle untersucht haben, wenden wir uns zu seiner Verteilung in der Gesamtpflanze. Hier stehen sich zwei Ansichten schroff gegenüber. Die eine vindiziert den Keimzellen (Geschlechtszellen und Zellen des Vegetationspunktes) eine ganz besondere Rolle, sie allein sollen Träger des Gesamtidioplasmas sein; die andere nimmt in jeder beliebigen Zelle die gleichen Potenzen an. Die erstere gründet sich auf extreme Vorkommnisse im Tierreich, die andere auf ebensolche im Pflanzenreich. Bei manchen Tieren wird schon durch die erste Teilung das Ei in zwei wesentlich verschiedene Zellen zerlegt, deren eine zum Aufbau des ganzen Soma, die andere zur Bildung der Geschlechtszellen verwendet wird. Die Keimzelle soll nach Weismann die Anlagen für viele, die Somazelle nur für einen Organismus enthalten. Bei der weiteren Teilung der somatischen Zelle entstehen dann bald die Anfänge der einzelnen somatischen Organe, die nur noch in dieser einen Richtung sich weiter entwickeln. Weismann nimmt daher erbungleiche Teilungen an, so daß z. B. in der einen Zelle nur noch Anlagen für

das Ektoderm, in einer anderen nur solche für das Entoderm enthalten wären. Dem ist nun das Verhalten gewisser Pflanzen gegenüber zu stellen, wir nennen Begonia und Marchantia an erster Stelle, wo mit Sicherheit feststeht, daß aus jeder Zelle, selbst wenn sie weit im Wachstum vorangeschritten ist, durch Regeneration der ganze Organismus reproduziert werden kann (S. 402), wo also die vegetative Zelle offenbar die gleichen Anlagen enthält wie die Keimzelle. Nun gibt es einerseits Tiere, die sich durch großes Regenerationsvermögen den typischen Pflanzen nähern, andererseits Pflanzen, die sich durch geringes Regenerationsvermögen den höheren Tieren anschließen. Wie sind solche Pflanzen zu beurteilen? Fehlen in einem Zweigsteckling, der sich nicht bewurzeln kann, die Wurzelanlagen, und besitzt ein Blattsteckling, der zwar Wurzeln bildet, aber keine Sprosse, nur die Wurzelanlagen? Eine sichere Antwort auf diese Frage können wir nicht geben; wenn man aber bedenkt, wie sehr die Regeneration von äußeren Umständen (z. B. hoher Temperatur) abhängt, wird man geneigt sein, zu glauben, daß es manchmal nur an den günstigen Außenbedingungen, nicht an den Anlagen fehlt. Auch können sehr wohl ursprünglich vorhandene Anlagen vernichtet oder durch das Wachstum der Zelle so sehr — sit venia verbo — verdünnt werden, daß sie nicht mehr zu wirken vermögen.[1]) Im ganzen wird jedenfalls der Botaniker im Gegensatz zu Weismann behaupten: „alle Zellen haben die gleichen Anlagen, es gibt keine erbungleichen Teilungen." Die Keimzellen zeichnen sich dann nur dadurch aus, daß in ihnen vorzugsweise Idioplasma ist, während in den vegetativen Zellen, ihrer Funktion entsprechend, das „Trophoplasma" vorherrscht.

Wie aber verträgt sich hiermit das Spalten der Merkmale, das bei gewissen Bastarden sich zeigt und ein Charakteristikum der Keimzellen zu sein scheint? Ist nicht dieses Spalten überhaupt ein neuer Beweis für die Chromosomenhypothese? Wenn jedes Chromosom Träger einer Eigenschaft wäre, dann müßte die „Reduktionsteilung" ein treffliches Mittel sein, um erbungleiche Teilungen, speziell auch das „Spalten" zu bewerkstelligen. Die geringe Zahl der Chromosomen macht es aber unmöglich, in jedes einzelne nur eine Eigenschaft zu verlegen, und die Theorien, welche in den Chromosomen die Erbsubstanz erblicken, sehen sich genötigt, anzunehmen, daß selbst jedes Chromatinkorn noch Träger mehrerer Eigenschaften sei. Die Reduktionsteilung der Zoologen vermag also das Spalten der Bastarde nicht zu erklären; dagegen hat Correns (1902) eine Vorstellung entwickelt, die auf dem Boden der Chromosomentheorie ein Verständnis für diesen Vorgang ermöglicht. Doch wir wollen diesen ja ganz auf hypothetischem Gebiete liegenden Dingen nicht weiter

[1]) Nur selten kann die Regeneration wie bei Marchantia von minimalen Bruchstücken des Pflanzenkörpers ausgehen; isolierte Zellen ausgewachsener Gewebe sind meist nur noch wachstumsfähig (Haberlandt 1902), oder sie machen auch nach Anwendung von Reizungsmitteln einige wenige Teilungen (Winkler 1902), aber sie regenerieren niemals zu einem ganzen Organismus. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß es diesen Zellen an geeigneten Nährstoffen fehlt, die eine Vermehrung ihres geringen Idioplasmagehaltes ermöglichen. Wenn im Gewebeverband die Regeneration von einer Zelle ausgeht [Begonia (Hansen 1881), Torenia (Winkler 1903)], so sieht man stets diese Zellen, zunächst ohne zu wachsen, sich lebhaft teilen; Winkler vermutet, daß diese Teilungen die Bedeutung einer Vermehrung des Idioplasmas haben. Auch im Callus gehen der Bildung von Organanlagen stets reichlich Zellteilungen voraus, die Winkler ähnlich beurteilt. Näheres ist aber nicht bekannt.

nachgehen, wir wollen uns an die Tatsachen halten und konstatieren, daß der vermutete Unterschied zwischen vegetativen Zellen und Keimzellen in Wirklichkeit gar nicht besteht. Auf Spaltungen, die sich in der vegetativen Region vollziehen, ist oben schon hingewiesen; eines der instruktivsten Beispiele aber liefert Cytisus Adami, ein Bastard von C. Laburnum und purpureus. Dieser Bastard nimmt in seinen Vegetations- und Fortpflanzungsorganen ziemlich genau die Mitte zwischen den Eltern ein; er trägt also z. B. fleischrote Blüten. Es kommen aber Rückschläge zu den Eltern vor; man findet häufig an einzelnen Zweigen eines Strauches von C. Adami die gelben Laburnumblüten, seltener auch die roten Blüten von C. purpureus. Hat ein Zweig den Charakter einer der Stammarten angenommen, so kehrt er niemals zur Mittelbildung zurück. Aber die Spaltung muß nicht an ganzen Zweigen auftreten, sie kann sich auch in der Längshälfte einer Knospe vollziehen, so daß der aus ihr hervorgehende Zweig halbseits Laburnum-, halbseits Adami-Charakter hat, und dabei fällt die Grenze zwischen beiden oft mitten in eine Blüte, mitten in ein Blatt (Braun 1851). Ein besonderes Interesse nehmen diese Spaltungen noch dadurch in Anspruch, daß sie nicht auf die Derivate einer einzelnen Zelle beschränkt sind, sondern in vielen Zellen gleichzeitig auftreten (Beijerinck 1901). Die Spaltung wäre also hier gar nicht an die Zellteilung geknüpft, und es müssen offenbar in fertigen Zellen noch nachträglich Anlagen vernichtet werden können.

Wenn aber Anlagen in der fertigen Zelle noch verschwinden können, so können sie daselbst vielleicht auch noch entstehen! Wir haben allen Grund, diese Frage im Anschluß an Cytisus Adami zu behandeln. Die Pflanze gilt als ein Bastard, der durch Pfropfung von Cytisus purpureus auf Laburnum entstanden sein soll. Da aber eine experimentelle Herstellung dieses Pfropfhybriden nach seiner ersten, zufälligen Entstehung nicht mehr gelang, und weil die Bildung von Pfropfhybriden überhaupt wenig wahrscheinlich schien, hat man neuerdings ihre Existenz geleugnet (Voechting 1892). Die sehr bestimmt gehaltenen Angaben von Koehne (1902) über einen Hybriden, der durch Pfropfung von Mespilus auf Crataegus entstanden ist, lassen aber diesen skeptischen Standpunkt nicht mehr ganz berechtigt erscheinen. — Die hybriden Zweige entstanden in diesem Fall in einiger Entfernung von der Pfropfstelle. Es scheint daher vollkommen ausgeschlossen, daß sie aus Zellen hervorgegangen sind, die bei der Pfropfung miteinander verwuchsen; es muß vielmehr eine Wirkung der Mespiluszellen auf weit entfernte Crataeguszellen stattgefunden haben. Da Strasburger (1901 a) zwischen Edelreis und Unterlage Plasmabrücken aufgefunden hat, so ist ein Wandern von Plasmateilchen, also auch von Idioplasma, aus dem Edelreis in die Unterlage nicht ausgeschlossen; daß aber etwa ein Zellkern durch diese Plasmabrücken gewandert sei und in einer anderen, weit entfernten Zelle mit dem Kern verschmolzen sei, wird niemand annehmen wollen, denn die Beobachtungen von Kernwanderungen aus geschlossenen Zellen, die wir Miehe (1901) und Körnicke (1901) verdanken, betreffen doch offenbar pathologische Vorgänge oder Kunstprodukte. So sprechen also die Pfropfhybriden[1]) entschieden gegen die ausschließliche Verlegung des

[1]) Eine andere Deutung der Pfropfhybriden findet sich bei de Vries, Die Mutationstheorie, 2. Band, 1903, Leipzig.

Idioplasmas in die Kerne oder in die Chromosomen, und man wird aus einem genaueren Studium dieser Art von Hybriden interessante Aufschlüsse über die Fragen der Vererbung erwarten dürfen.

Literatur zu Vorlesung 29.

Beijerinck. 1901. Bot. Ztg. **59**, 113.
Boveri. 1902. Verhdl. d. Gesellsch. D. Naturforscher. Hamburg 1901. S. 44.
Braun, Alex. 1851. Erscheinung d. Verjüngung i. d. Natur.
— 1857/59. Ueb. Parthenogenesis. (Abh. Berl. Akad.)
Burck, W. 1900. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam.
Correns. 1899. Ber. D. bot. Ges. **17**, 410.
— 1900 a. Ber. D. bot. Ges. **18**, 158.
— 1900 b. Bot. Ztg. **58**, 229.
— 1901 a. Ber. D. bot. Ges. **19**, 71 (Zusammenfass. Bericht).
— 1901 b. Bibliotheca botan. **53**.
— 1902. Bot. Ztg. **60**, 65.
— 1903. Bot. Ztg. **61**, 113 (Zusammenfass. Bericht; im Text nicht mehr berücksichtigt).
Darwin. 1876. Effects of Cross- and Self-fertilisation. London.
Dixon. 1894. Annals of Botany **8**.
Ernst. 1901. Flora **88**, 37.
Focke. 1881. Die Pflanzenmischlinge. Berlin.
Guignard. 1891. Annales sc. nat. VII, **14**, 163.
— 1899. Revue gén. de bot. **11**.
— 1900. Annales sc. nat. VIII, **11**, 367.
— 1901. Journal de bot. **15**, 37, 205, 394.
Haberlandt. 1902. Sitzungsber. Wiener Akad. Math. Nat. Kl. **111**, Abt. I.
Haeckel. 1866. Generelle Morphologie.
Haecker. 1902. Ueb. d. Schicksal d. elterl. u. großelterl. Kernanteile. Jena.
Hansen. 1881. Abh. d. Senkenbergschen Ges. **12**.
Hanstein. 1877. Botan. Abh. **3**, Heft 3.
Hegelmaier. 1901. Ber. bot. Ges. **19**, 488, ibid. 1903, **21**, 6.
Juel. 1900 a. Svenska Akad. Handlingar **33**.
— 1900 b. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 626.
Klebs. 1899. Biolog. Centralbl. **19**, 209.
Koehne. 1901. Gartenflora **50**, 628.
Koelreuter. 1761—66. Vorl. Nachricht von e. das Geschlecht der Pflanzen betr. Versuchen u. Beobachtungen. Leipzig. (Ostwalds Klassiker, Nr. **41**, 1893.)
Koernicke. 1901. Sitzungsber. niederrhein. Gesellsch.
Loeb. 1899. Amer. Journ. of physiol. **3**, 135.
— 1902. Archiv f. Entw.-Mechanik **13**, 481.
Mendel. 1866 und 1870. Abgedruckt in Ostwalds Klassiker Nr. 121. (1901).
Meyer, A. 1902. Bot. Ztg. **60**, 139.
Miehe. 1901. Flora **88**, 105.
Millardet. 1894. Mém. Soc. sc. phys. et nat. Bordeaux **4**.
Müller-Thurgau. 1898. Landw. Jahrb. d. Schweiz. (Bot. Cbl. 1899, **77**, 135.)
Murbeck. 1901. Lunds Univ. Arsskr. **36**.
Nägeli. 1884. Theorie d. Abstammungslehre. München u. Leipzig.
Naudin. 1862. Nouv. Rech. sur l'hybridité d. Végét. Paris.
Nathansohn. 1900 a. Ber. d. D. bot. Gesellsch. **18**, 99.
— 1900 b. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 48.
Nawaschin. 1898. Bullet. Acad. St. Pétersbourg.
Noll. 1902. Sitzungsber. niederrhein. Gesellsch. 10. Nov. 1902.
Rostafinski cfr. Giard. 1901. C. rend. Soc. Biol.
Solms-Laubach, Graf zu. 1900. Bot. Ztg. **58**, II. Abt. 376.
Strasburger. 1878. Ueb. Polyembryonie. Jena. Vgl. auch Braun 1857/59 u. Hanstein 1877.
— 1884. N. Unters. über d. Befruchtungsvorgang. Jena.
— 1900 a. Histol. Beitr. 6. Jena.
— 1900 b. Bot. Ztg. **58**, 293.
— 1901 a. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 493.
— 1901 b. Bot. Ztg. **59**, 353.
Treub. 1882. Annales Jard. bot. Buitenzorg **3**, 122.
Tschermak. 1900. Ztschr. landw. Versuchswesen in Oesterreich.

Voechting. 1892. Die Transplantation. Tübingen.
de Vries. 1889. Intrazellulare Pangenesis.
— 1900. Ber. D. bot. Ges. **18**, 83.
Wasiliewski. 1903. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 377.
Weismann. 1892 a. Das Keimplasma. Jena.
— 1892 b. Aufsätze üb. Vererbung. Jena.
— 1902. Vortr. über Descendenztheorie. Jena.
Winkler. 1900. Nachr. d. K. Ges. Göttingen, Math.-phys. Kl.
— 1901. Jahrb. f. wiss. Bot. **36**, 753.
— 1902. Bot. Ztg. **60**, II. Abt., 264.
— 1903. Ber. d. bot. Ges. **21**, 96.
Zacharias. 1901. Berichte D. bot. Ges. **19**, 377.

Vorlesung 30.

Variation, Anpassung, Artbildung.

In der letzten Vorlesung haben wir uns mit den Bastarden beschäftigt, um Einblick in das Wesen der Befruchtung zu gewinnen. Die angeführten Tatsachen hatten aber auch noch ein weitergehendes Interesse, indem sie zu Fragen nach der Vererbung der Eigenschaften bei der Fortpflanzung führten. Es konnte gezeigt werden, daß mit der Bastardierung eine erbliche Uebertragung der Eigenschaften zweier Organismen gegeben ist, die sich darin äußert, daß sich der Nachkomme in seinem Aussehen von beiden Eltern unterscheidet. Wenn auch vielfach die so erzielten Abänderungen keine dauernden sind, weil entweder die besprochene „Spaltung" eintritt, oder weil viele Bastarde steril sind und überhaupt keine Nachkommen erzeugen, so sind doch andrerseits Bastarde künstlich gezogen und in der Natur beobachtet, die bei völliger Fruchtbarkeit die Abweichung von den elterlichen Typen dauernd erhalten. Es sind also mit anderen Worten durch Bastardierung neue pflanzliche Formen entstanden, und an diese Tatsache knüpfen sich zweierlei Fragen. Erstens: „verdanken viele in der Natur vorkommende Formen ihre Existenz einer Bastardierung, und ist am Ende gar die große Formenmannigfaltigkeit der Natur durch Bastardierung aus wenigen ursprünglichen Formen entstanden"? Zweitens: „ist die Bastardierung die einzige Quelle der Abänderung (Variabilität) in der Natur, und werden bei jeder ungeschlechtlichen oder geschlechtlichen Fortpflanzung ohne Bastardierung die Kinder den Eltern in allen wesentlichen Punkten gleich"?

Ersetzen wir in diesen Fragen das Wort „Formen" durch „Arten", so haben wir ein Problem aufgeworfen, das seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts im Zentrum der biologischen Forschung steht, die Frage nach der Entstehung der Arten. Eine erdrückende Menge von Beobachtungstatsachen aus den Gebieten der Zoologie, Botanik und Paläontologie hat die Biologen zu der Annahme gezwungen, daß die Arten, die gegenwärtig unsere Erde bewohnen, aus andersgestalteten, früher existierenden hervorgegangen sind, daß also umfassende „Variationen" der Arten stattgefunden haben. Man nennt diese Annahme kurz die Abstammungs- oder Deszendenztheorie, und es ist bekanntlich das unsterbliche Verdienst Ch. Darwins, diese Theorie zur allgemeinen Anerkennung gebracht zu haben, was den älteren Ver-

fechtern derselben nicht geglückt war. Die Tatsachen, auf die sich die Deszendenztheorie stützt, sind vorzugsweise der Morphologie oder der Systematik entnommen; daneben haben auch die Erfahrungen der Gärtner und Landwirte eine große Rolle gespielt. Die Pflanzenphysiologie aber hat sich nur ausnahmsweise mit diesem Problem beschäftigt; erst in neuerer Zeit bricht sich die Erkenntnis Bahn, daß sie in erster Linie berufen ist, durch experimentelle Studien einzugreifen, und es ist eigentlich selbstverständlich, daß sie allein das Wort erhält, wenn es sich darum handelt, die näheren Umstände — das Wie? und das Weshalb? — der Veränderung der Arten zu beleuchten. Freilich können Experimente nicht dartun, wie die gegenwärtig existierende Pflanzenwelt entstanden ist, das bleibt eine historische Frage, deren Lösung wohl nie über die allerrohesten Prinzipien hinausgelangen wird, da eben die dazu nötigen historischen Dokumente nur in geringen Bruchstücken auf uns gelangt sind. Aufgabe der Physiologie muß es sein, die Veränderungen an der jetzt lebenden Pflanzenwelt zu studieren, ihren Umfang festzustellen und ihre Ursachen zu erforschen. Ist das geschehen, dann wird man auch Rückschlüsse auf die Vorgänge in früheren Erdperioden machen können, und es wird Physiologie und Systematik in dieser Frage mit vereinten Kräften arbeiten.

Obwohl nun zurzeit die Tatsachen physiologischer Natur auf diesem Gebiete noch recht spärlich sind, so fordert doch die große Wichtigkeit des Gegenstandes eine kurze Behandlung in einer Physiologie des Formwechsels. Und bei der maßgebenden Bedeutung, die Ch. Darwin in deszendenztheoretischen Fragen beanspruchen kann, wird es am passendsten sein, von den Vorstellungen auszugehen, die er sich über die Entstehung der Arten gebildet hat. Da es sich aber um Gedanken handelt, die schon in breite Schichten des Volkes eingedrungen sind, so können wir uns sehr kurz fassen.

Darwin (1860) vergleicht die Entstehung der Arten in der Natur mit der der Rassen in der Kultur. Die Züchtung der Rassen geht von der Variation der Individuen aus, also von der Tatsache, daß die Nachkommen eines Organismenpaares nicht alle gleich sind; diese Variation ist durch Beobachtung festgestellt. Der Züchter verwendet zur Fortpflanzung nur solche Organismen, die eine bestimmte, gewünschte Eigenschaft besitzen, und er erwartet, daß diese auf ihre Nachkommen übertragen wird. Das Auftreten der Variationen und ihre Vererbung hängt dabei ganz von der Natur ab, Sache des Züchters ist die sorgfältige Auswahl (künstliche Zuchtwahl) der zur Fortpflanzung bestimmten Individuen. Einen Vorgang, der der zielbewußten Tätigkeit des Züchters entspricht, findet nun aber Darwin auch in der Natur. Es werden ja von jedem einzelnen tierischen, wie pflanzlichen Organismus so viele Nachkommen erzeugt, daß stets nur ein Bruchteil derselben die nötigen Existenzbedingungen finden kann; die anderen werden im „Kampf ums Dasein vernichtet". Frägt man nun, in welcher Weise dieser Kampf ums Dasein eine natürliche Zuchtwahl (Selektion) ausübt, so wird man Darwin Recht geben müssen, wenn er annimmt, daß alle besser ausgerüsteten Individuen mehr Aussicht haben, am Leben zu bleiben, und in der Fortpflanzung ihresgleichen zu erzeugen, als die schlechter ausgestatteten. Gut oder weniger gut „ausgerüstet" aber bezieht sich auf die Fähigkeit des Organismus, die Vorteile der Umgebung auszunützen, den Schädigungen

Trotz zu bieten. Denken wir uns also z. B. zwei Samen der gleichen Pflanzenart dicht nebeneinander zur Keimung gelangen; der eine Keimling eile dem anderen in der Entwicklung des Wurzelsystems um ein geringes voraus und entziehe dem Erdboden Wasser und Nährsalze, ehe der andere dazu gelangen kann. Die Folge wird sein, daß der erstere Organismus im Kampf ums Dasein siegt, der andere verkümmert. Das gleiche Resultat wird eintreten, wenn z. B. im Wachstum der oberirdischen Organe Differenzen bestehen, und ein schnell wachsender Keimling dem anderen das nötige Licht wegnimmt. Besitzt ferner die eine Keimpflanze giftige Substanzen, die als chemische Schutzmittel funktionieren können, oder besitzt sie mechanische Schutzmittel (Stacheln, Raphiden), so wird sie den Angriffen von Tieren weniger ausgesetzt sein, also mehr Aussicht haben ihre Eigenschaften zu vererben, als eine andere Pflanze ohne solche Schutzmittel. Es kommen also auch in der Natur, gerade wie in der Kultur, nur einzelne Individuen zur Fortpflanzung, und wenn sie ihre individuellen Vorzüge vererben, dann muß eine allmähliche Steigerung derselben stattfinden, die Arten müssen sich in der Weise verändern, daß sie immer mehr ihren Lebensbedingungen angepaßt sind.

Wenn wir die Darwinsche Theorie in der konsequenten aber einseitigen Form, in der wir sie soeben skizziert haben, nun einer kritischen Betrachtung unterziehen, so müssen wir die drei Faktoren, mit denen sie operiert, Variation, Vererbung, Selektion, etwas genauer betrachten. Wir beginnen mit der Selektion und wollen uns zunächst auf die Frage beschränken: was leistet sie für die Artbildung? Bei Beantwortung dieser Frage können wir aber eine kurze Diskussion über den Begriff „Art“ nicht vermeiden. Dieser Begriff ist, man mag ihn fassen, wie man will, eine Abstraktion. In der Natur gibt es keine Arten, nur Individuen. Als Art fassen wir alle Individuen zusammen, die gleicher Abstammung sind und in successiven Generationen ihre Charaktere beibehalten. In der Natur kennen wir aber die Abstammung der einzelnen Individuen nicht und nennen deshalb alle diejenigen Pflanzen eine Art, die unter möglichst gleichartigen äußeren Umständen in allen wesentlichen Charakteren übereinstimmen. Da selbstverständlich verschiedene Forscher nicht der gleichen Meinung sein werden, was ein wesentlicher, was ein unwesentlicher Charakter sei, so ergeben sich schon hieraus Differenzen in der Auffassung und Benennung der Formen. Diese werden noch weiter vergrößert durch die verschieden genaue Beobachtung, sowie namentlich durch die Tendenz des Forschers, entweder die gemeinsamen Charaktere möglichst vieler Individuen hervorzuheben, oder umgekehrt möglichst viele Differenzen aufzudecken. Der eine also sucht die Arten weit, der andere eng zu fassen; die Linnéschen Arten sind im allgemeinen Beispiele für die erstere, die Jordanschen für die zweite Methode. Vom Standpunkte Linnés kann man die Jordanschen Arten als elementare Arten, Unterarten, „petites espèces“ oder auch als Varietäten bezeichnen, vom Standpunkte Jordans aber erscheinen die Linnéschen Arten als Sammelarten. Je nach dem Ziele, das der Forscher verfolgt, wird bald eine enge, bald eine weite Begrenzung der Art zweckmäßig sein. Für unsere Betrachtungen empfiehlt es sich nun offenbar, von möglichst eng gefaßten, also von den elementaren Arten auszugehen; ist ihre Entstehung aufgeklärt, so liegen der Anwendung der Deszendenztheorie auf die Entstehung

der höheren Sippen (Sammelarten, Gattungen, Familien etc.) keine prinzipiellen Schwierigkeiten mehr im Wege.

Betrachten wir nun als Beispiel solcher elementarer Arten die von Jordan (1875), de Bary und Rosen (1889) studierten zahlreichen Formen der Linnéschen Draba (Erophila) verna. Jordan hat mehr als 200 Formen unterschieden, die ihre Charaktere in vielen Generationen völlig konstant bewahrt haben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß eingehende Forschungen ihre Zahl noch ganz bedeutend vermehren würden, und daß zwischen den wohl unterscheidbaren auch noch andere, durch noch geringere Differenzen ausgezeichnete Typen aufzufinden wären, so daß schließlich keine Grenze für die „Artzersplitterung" zu existieren scheint. Wodurch unterscheiden sich nun die einzelnen petites espèces der Sammelart Erophila verna? Neben den schwer analysierbaren habituellen Eigenschaften liegen die unterscheidenden Charaktere vor allem in der Gestalt (Umriß und Randbeschaffenheit) der Blätter der grundständigen Rosette, ferner in der Form und Zahl der Haare, in der Ausbildung der Blumenblätter und der Schötchen. Statt eingehender Beschreibung geben wir in Fig. 113 einige Abbildungen nach Rosen.

Für die Mehrzahl der Speziescharaktere dürfte es schwer fallen, die Nützlichkeit zu erweisen; andrerseits dürfte es ebenso schwierig sein, den Nachweis exakt zu führen, daß die Speziescharaktere gleichgültige seien, daß sie nicht im Kampf ums Dasein entstanden sein können. Muß man doch zugeben, daß z. B. die biologischen Forschungen von Darwin selbst, in neuerer Zeit von Stahl und Haberlandt, für manche bisher als gleichgültig betrachtete Eigentümlichkeit der Organismen eine bestimmte Funktion und damit die Möglichkeit ihrer Entstehung durch Selektion dargetan haben. Auch bleibt dem eifrigen Darwinianer immer der Hinweis auf frühere Zeiten: manches was jetzt gleichgültig ist, kann bei seiner Entstehung nützlich gewesen sein, und unschädliche Eigenschaften können ja weiter vererbt werden. Aber für die Drabaspezies können wir auf Grund gewisser Erwägungen, wie uns scheint, mit Sicherheit ausschließen, daß sie als Anpassungen im Kampf ums Dasein entstanden sind. Wir finden nämlich sehr häufig einen einzelnen Standort geringster Ausdehnung von mehreren Spezies besetzt, die offenbar hier in Konkurrenz treten. Die Annahme nun, jede einzelne Spezies sei in Anpassung an eine bestimmte Umgebung entstanden, und erst die fertigen Formen seien dann an einem dritten Ort vergesellschaftet worden, hat sehr wenig Wahrscheinlichkeit — aber selbst wenn diese Annahme zuträfe, so müßte es doch merkwürdig zugehen, wenn z. B. drei in Anpassung an drei Standorte a, b, c entstandene Arten beim Zusammentreffen im Standort d alle gleich gut an die neuen Verhältnisse angepaßt wären,

Fig. 113. Erophila verna nach Rosen 1889, Taf. 8. *I* Blattrosetten. *1* von Erophila spec., *2* E. graminifolia, *3* E. subtilis, *4* E. procerula. — *II* Haare von *1* E. oblongata, *2* E. procerula, *3* E. graminea, *4* E. obconica. — *III* Blüten von *1* E. violacea, *2* E. subnitens, *3* E. scabra, *4* E. majuscula.

so daß keine die andere verdrängte. Aber es kommen nicht nur an einem Standort mehrere Spezies gesellig[1]) vor, sondern ein und dieselbe Spezies kommt auch an ganz verschiedenen Standorten vor, Standorten, die so wenig Gemeinsames haben, daß sie unmöglich die betr. Spezies geprägt haben können. Kurz, man mag die Sache drehen wie man will, es drängt sich immer wieder von neuem die Erkenntnis auf, daß die Speziescharaktere von Draba verna nicht im Kampf ums Dasein erworben sein können, keine Anpassungscharaktere, keine nützlichen Eigenschaften sind. Und was hier bei den elementaren Arten gilt, das gilt ebensogut bei Sammelarten von anderen Pflanzen; überall finden wir in großen Gattungen Arten, die die gleichen Standorte bewohnen, und deren spezifische Charaktere keine Anpassungen sind. Man versuche z. B. die Unterschiede zwischen Avena elatior und pubescens, die auf der gleichen Wiese nebeneinander wachsen, als Anpassungscharaktere aufzufassen, es wird nicht gelingen. Und noch weniger als bei den Arten sind bei den Gattungen, Familien und noch höheren Sippen die trennenden Charaktere als Anpassungen zu betrachten. Wir sind geneigt, zu behaupten, daß in den meisten Fällen,[2]) wo zwei Formen nur durch ungleiche Anpassungsmerkmale geschieden werden, entweder keine wirklichen Arten vorliegen oder ihre wahren Unterschiede noch nicht gefunden sind. Es würde sich also im ersten Falle um Standortsmodifikationen handeln, wie sie so häufig bei Wasser- und Land-, Licht- und Schatten-, Alpen- und Ebenenformen beobachtet werden; sie unterscheiden sich von echten Arten dadurch, daß ihre Charaktere nicht erblich sind, sondern mit dem Aufhören der bewirkenden Ursache, oder wenigstens bald nachher, wieder verschwinden.

Damit soll nun aber nicht gesagt werden, daß Anpassungen prinzipiell nicht erblich sein könnten. Wir kommen hierauf alsbald zurück, möchten zuvor nur hervorheben, daß in der Pflanze offenbar zweierlei ganz verschiedene Arten von Charakteren existieren, die Nägeli (1884) mit besonderer Schärfe geschieden und als Anpassungs- und Organisationscharaktere bezeichnet hat. Auf jeder Höhe der Organisation kann ein und dieselbe Anpassung gefunden werden. Unter den Algen, die wir als eine niedrige Organisationsstufe zu betrachten pflegen, gibt es ebenso gut Wasser- und Landpflanzen, wie bei den Phanerogamen; die Anpassungen der Xerophyten und Hygrophyten finden sich bei Farnen und bei Angiospermen. Aber auch bei kleineren Sippen können wir Anpassungs- und Organisationscharaktere unterscheiden. Die Frage nach der Entstehung der Arten ist unter allen Umständen zunächst eine Frage nach der Entstehung bestimmter Organisationscharaktere; da aber jede Art auch gewisse Anpassungen aufweist, so müssen wir auch die Entstehung dieser berücksichtigen.

Aus unseren bisherigen Erörterungen geht mit Sicherheit hervor, daß das Darwin'sche Prinzip der Selektion die Artenbildung nicht erklären kann. Sehen wir also zu, ob es zur Erklärung der Anpassungen ausreicht. Aber auch da begegnen wir großen Schwierigkeiten. Nach Darwin sind die Differenzen zwischen den

[1]) Viele petites espèces treten wie die von Draba verna gesellig auf; andere aber, z. B. die von Wettstein studierten, schließen in ihrem Verbreitungsgebiet die nächstverwandten Formen aus. Man vgl. Wettstein (1898), Grundzüge d. geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik, Jena.

[2]) Vgl. S. 484.

konkurrierenden Individuen keine großen, sie vergrößern sich allmählich durch Summierung während unzähliger Generationen. Denken wir nun an irgend eine der Pflanze nützliche Eigentümlichkeit, so z. B. die Stacheln an der Rose, die zum Klettern dienen, die Stacheln an einer Distel, die manches Tier von der Pflanze abschrecken, so sind diese Protuberanzen nach DARWIN als minimale Höcker an der vorher glatten Pflanze entstanden und haben erst allmählich ihre jetzige Größe und Ausbildung erlangt. Erst mit der Erreichung einer größeren Vollkommenheit aber kann ein Organ der Pflanze überhaupt nützlich werden. Die DARWINsche Theorie kann also die Verbesserung eines bestehenden Organs allenfalls verständlich machen, seine erste Entstehung aber bleibt unerklärt.

Wenn uns also betreffs der Wirkung der Selektion die DARWINsche Theorie nicht befriedigen kann, da sie nicht einmal Anpassungen, geschweige denn die spezifischen Charaktere erklärt, so fragen wir weiter, wie es sich mit der Wirkung der Variation und der Vererbung nach DARWIN verhält. Wir müssen diese zwei Fragen einer gemeinsamen Betrachtung unterwerfen, denn die Hauptsache bei jeder auftretenden Variation bleibt, ob sie erblich ist oder nicht. DARWIN nahm wohl an, daß jede neue Eigenschaft, einerlei wie sie entstanden ist, erblich sei. Diese Annahme ist näher zu prüfen und zwar bei jeder einzelnen Form der Variation. Formen der Variation aber unterscheiden wir (vgl. de VRIES, 1901 a) drei [1]): die fluktuierenden Variationen, die Anpassungen und die Mutationen. Dazu käme als vierte Form noch die durch Bastardierung bedingte Variation, auf welche wir hier nicht mehr einzugehen haben.

Die fluktuierende Variation wird auch individuelle genannt, weil sie sich an den einzelnen Individuen zeigt, die bei Ausschluß jeder Kreuzung, also ohne fremdes Blut, entstanden sind. Sät man die Samen eines einzigen Compositenköpfchens im Garten aus, so zeigen die einzelnen Pflanzen in Beziehung auf Größe und Gewicht, ferner die einzelnen Organe jeder Pflanze in Beziehung auf Zahl, Größe, Gewicht, allgemein also in quantitativer Hinsicht, recht beträchtliche Unterschiede. Untersucht man eine größere Anzahl von Individuen statistisch, so zeigt sich bei jeder Eigenschaft ein gewisser Mittelwert am häufigsten, und die Abweichungen von diesem treten um so seltener auf, je größer sie sind. Man kann daher solche statistische Aufnahmen auch in Form einer Kurve darstellen, die mehr oder minder genau der (von QUETELET) aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung abgeleiteten sog. GALTONkurve entspricht. Es ist eine eingipflige beiderseits einem Nullpunkt zueilende Kurve. Diese individuelle Variation sei zunächst durch einige Beispiele illustriert, die freilich zum guten Teil den Beobachtungen an ganz beliebigen, im Freien gesammelten Pflanzen entnommen sind.

Zahl der Strahlen im Archegonienstand von Marchantia (LUDWIG 1900, S. 22):

Zahl	7	8	9	10	11	12	13	
Frequenz	1	14	307	152	44	3	1	Sa. 522

Zahl der Blumenblätter von Linaria spuria (VOECHTING 1898):

Zahl	2	3	4	5	6	7	8	9	
Frequenz, actinomorphe Blüten	1	2	43	810	52	2	1	1	Sa. 912
„ zyomorphe Blüten	—	4	240	60 250	169	7	1	—	Sa. 60 671

[1]) Man vgl. die treffenden Bemerkungen von KLEBS (1903) über die Formen

Länge der Samen von Phaseolus vulgaris (de Vries 1901a, S. 34):

Millimeter	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Frequenz	1	2	23	108	167	106	33	7	1

Zuckergehalt von 40000 Rüben aus Naarden (Holland). Nach de Vries (1901a) S. 74:

Proz. Zucker	12	12½	13	13½	14	14½	15	15½
Frequenz	340	635	1192	2205	3597	5561	7178	7829
Proz. Zucker	16	16½	17	17½	18	18½	19	
Frequenz	6925	4458	2233	692	133	14	5	

Die zuletzt angeführten Zahlen sind in Fig. 114 auch in Form einer Kurve dargestellt. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß neben den eingipfligen Kurven auch mehrgipflige, neben den zweiseitigen auch einseitige, sog. halbe Galtonkurven, vorkommen. Näher können wir auf diese Erscheinungen nicht eingehen.

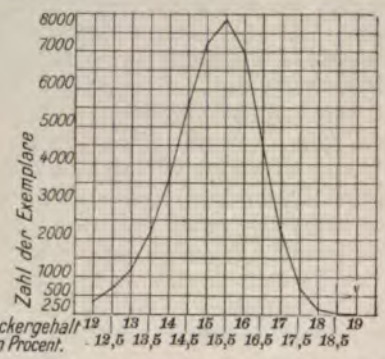


Fig. 114. Zuckergehalt von 40000 Rüben graphisch dargestellt. Nach de Vries, Mutationstheorie I.

Nach Konstatierung des Tatbestandes haben wir nun der Frage näher zu treten: „was leistet diese statistisch darstellbare individuelle Variation für die Artbildung“? Da haben wir zunächst hervorzuheben, daß sie bei der Herstellung landwirtschaftlicher Rassen in Verbindung mit Selektion sehr viel leistet. So hat gerade in der Zuckerrübenindustrie die konsequente Verwendung der von den zuckerreichsten Exemplaren gewonnenen Samen zu einer beträchtlichen Steigerung des mittleren Zuckergehaltes der Rüben geführt: betrug derselbe vor 50 Jahren 7—8 Proz., so ist er heute auf ca. 15 Proz. gestiegen. Und in derselben Weise, durch strenge Selektion, kann man Rassen erziehen, die sich durch besonders große Blüten oder Früchte, durch Zunahme des Wohlgeschmackes, Zunahme der Fleischigkeit etc. auszeichnen. Allein, soweit wir wissen, entstehen dabei nie neue Eigenschaften, die bestehenden werden nur nach Plus oder auch Minus verschoben. Auch scheint die Grenze des Erreichbaren gewöhnlich in wenigen Generationen (3—5) tatsächlich erreicht zu sein, und die fernere Selektion dient nur der Erhaltung des Gewonnenen. Sie ist aber auch dringend nötig, denn mit derselben Schnelligkeit, mit der der Fortschritt erreicht wurde, zerrinnt er auch; mit dem Aufhören der Selektion ist schon nach wenigen Generationen der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt. Damit ist ein wichtiger Unterschied zwischen den Kulturrassen und den natürlichen Arten festgestellt: Die Arten sind konstant, die Rassen sind völlig inkonstant.

Es ist oben gesagt worden, das Wichtigste an einer Variation sei, ob sie erblich ist oder nicht. Sind nun die individuellen Variationen erblich oder nicht? Diese Frage ist schwer zu beantworten.

---

der Variation, sowie über Artbildung. Leider konnten diese im Text keine Aufnahme mehr finden.

Die Rüben, für welche in Fig. 114 die Kurve des Zuckergehaltes angegeben ist, stammen aus Samen, die von Exemplaren mit 16—18 Proz. Zuckergehalt gewonnen waren, trotzdem haben sie zum größten Teil weniger als 16 Proz. Zucker, und die einzelnen Individuen verhalten sich sehr verschieden. Wenn also überhaupt eine „Vererbung“ vorliegt, so kann es sich nur um eine „partielle“ Vererbung handeln, insofern als die Eigenschaften der Eltern nur zum Teil sich an den Kindern wiederfinden. Aber wahrscheinlich handelt es sich hier überhaupt nicht um Vererbung. Sicherheit darüber werden wir erst gewinnen, wenn es gelingt, die Ursachen der individuellen Variation festzustellen. Einstweilen sind wir in dieser Beziehung auf eine Vermutung angewiesen, die freilich einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit hat. Die fluktuierende Variation dürfte nämlich durch Ungleichheiten in den Wachstumsbedingungen („Ernährung“ im weitesten Sinn des Wortes) zustande kommen, die auch bei sorgfältigster Kultur eintreten müssen. In der Tat läßt es sich nicht vermeiden, daß die eine Pflanze mehr Wasser, mehr Aschenbestandteile aus dem Boden aufnimmt, mehr Licht erhält als die andere. Auch werden die gleichen Organe eines Pflanzenstockes bei verschiedener Stellung an der Achse ungleich ernährt; der verschiedene Zustrom von Nahrungsstoffen zu einem endständigen Organ und zu den gleichartigen seitenständigen läßt sich leicht nachweisen. Die seitenständigen Infloreszenzen der Sonnenblume z. B. werden erheblich größer, wenn man die endständige entfernt, und ähnliche Beispiele ließen sich in großer Zahl anführen. Wenn nun eine Blüte besser ernährt ist, als eine andere, so erzeugt sie größere Samen und in diesen einen größeren Keim und reichlichere Reservestoffe. Demnach ist eine Pflanze, die aus einem großen Samen hervorgegangen ist, auch von vornherein zu kräftigerer Entwicklung, reicherer Samenbildung, größerer Zuckerentwicklung prädisponiert. Liegt wirklich die Ursache der individuellen Variation nur in Ernährungseinflüssen, dann dürfen wir also von einer Vererbung der Eigenschaften des einzelnen Individuums nicht reden und begreifen auch die rasche Vernichtung des erzielten Fortschrittes bei Aufhören der Selektion leicht. Es wird ferner auch verständlich, daß die Selektion durch gute Düngung unterstützt oder gar ersetzt werden kann.

Wenn so die erste Art der Variation auf äußere Umstände zurückgeführt werden dürfte, so tritt sie in nahe Beziehung zur zweiten, der Anpassung. Denn unter Anpassungen verstehen wir Veränderungen, von denen viele (vgl. S. 478, unten, 4) auf äußere Einflüsse hin eintreten, Veränderungen, die freilich noch durch einen ganz besonderen Charakterzug ausgezeichnet sind, nämlich dadurch, daß sie sich als zweckmäßige Reaktionen erweisen. Beispielen für solche Anpassungen begegnen wir überall; in den Vorlesungen 24 und 25 z. B. sind sie in Menge besprochen. Der äußere Faktor wirkt also in diesen Fällen als Reiz, und die Reaktion besteht darin, daß der Organismus in der äußeren Gestalt oder in der inneren Struktur Aenderungen erfährt, die ihn geeignet machen, die Schädigungen des Standortes — als „Standort“ können wir ja die Summe aller äußeren Einflüsse bezeichnen — besser zu ertragen und Vorzüge, die er bietet, auszunutzen. Die Anpassungsfähigkeit ist nun bei verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene, und damit hängt es zusammen, daß manche an höchst verschiedenartigen Standorten zu gedeihen ver-

mögen, während andere schon durch außerordentlich geringe Abweichungen von ihrem Optimum gestört oder gar vernichtet werden. Aber selbst die weitestgehende Anpassungsfähigkeit hat ihre Grenzen. Wenn z. B. die amphibischen Pflanzen sowohl im Wasser wie auf dem Lande leben können, so beanspruchen sie im letzteren Fall doch gewöhnlich einen gewissen Grad von Feuchtigkeit, sie können sich also nicht einerseits zu Wasserpflanzen, andrerseits zu Xerophyten ausbilden.[1]) — Wie nun aber diese weitverbreitete Fähigkeit der Pflanzen, auf äußere Reize zweckmäßig zu reagieren, entstanden ist, das wissen wir nicht. Es ist aber zu bedenken, daß die äußeren Reize seit Jahrtausenden in stets gleicher Weise und in nicht gerade großer Mannigfaltigkeit immer wieder auf die Pflanzenwelt eingewirkt haben, und daß daher längst diejenigen Pflanzen im Kampf ums Dasein verschwunden sein können, die unzweckmäßig reagierten. Mit anderen Worten, es könnten ursprünglich auf äußere Reize promiscue zweckmäßige und unzweckmäßige Reaktionen erfolgt sein, und es könnten nur die zweckmäßig reagierenden Pflanzen durch Selektion erhalten geblieben sein; sie hätten ihre Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen und so wäre allmählich die Anpassungsfähigkeit erblich fixiert worden. Doch das sind Vermutungen, denen wir nicht weiter nachgehen wollen. Hervorzuheben ist aber, daß keineswegs auf alle Reize zweckmäßige Reaktionen erfolgen. Die Gallbildungen z. B. sind nur für das Insekt nützlich, für die Pflanze höchstens schädlich; man wird zu ihrer Erklärung wohl annehmen müssen, daß es dem Insekt gelingt die Pflanze zu täuschen, so daß sie, anstatt feindlich gegen den fremden Eindringling vorzugehen, ihn wie ihresgleichen behandelt. Aber auch unter anderen Umständen sehen wir unzweckmäßige Reaktionen, nämlich dann, wenn der Reiz ein ungewöhnlicher ist, der in der Natur die Pflanze nie trifft, an den sie also auch keine Gelegenheit hatte, sich anzupassen. Beispiele für eine ausgesprochen unzweckmäßige Reaktion aus dem Gebiete des Formwechsels wüßten wir freilich keine anzuführen; dagegen sind sie auf anderen Gebieten namentlich unter den Bewegungserscheinungen häufig: so wenn ein Bakterium von Aether angezogen wird, der ihm nichts nützen kann, oder wenn es von Sublimat, durch das es getötet wird, nicht abgestoßen wird; oder wenn eine Wurzel sich nach dem Licht hinkrümmt und eine Ranke einen mit Gelatine überzogenen Stab nicht umfaßt etc. Man kann wohl behaupten, daß — um beim letzten Beispiel zu bleiben — die Ranken auch um Gelatinestäbe Greifbewegungen ausführen würden, wenn sie in der Natur häufig Gelegenheit gehabt hätten, Stützen mit gelatinöser Oberfläche aufzufinden.

Ueber die Ursachen der Anpassungsfähigkeit werden nach dem Gesagten vielleicht noch am besten Studien an ungewohnten, an künstlichen Reizen Aufschluß geben können, wenn sie systematisch durchgeführt werden; denn es ist uns sehr fraglich, ob wir irgendwo einen „natürlichen" Reiz studieren können, der der Pflanze nicht schon bekannt wäre. Goebel (1898) hat auf die Reaktion der Cardamine pratensis hingewiesen, die nach Schenk (1884) eine typische Wasserform bilden kann, obwohl sie für gewöhnlich auf dem Lande lebt; allein

[1]) Nach Massart gibt es bei Polygonum amphibium doch auch eine xerophile Form. (Bulletin du jardin botanique de Bruxelles 1902.)

bei einer Wiesenpflanze dürfte eine gelegentliche Ueberschwemmung nicht so ganz selten eintreten, und die eigentliche Anpassung an das Wasser kann also auch hier vor langer Zeit stattgefunden haben, die Fähigkeit zur Anpassung somit vererbt sein.

Bisher haben wir uns auf die Betrachtung der sog. aktiven Anpassung beschränkt; es existiert aber auch noch eine andere Form von Anpassung, die man passive nennen kann. Es gibt nicht nur Pflanzen, die sich anpassen können, sondern auch solche, die angepaßt sind, die also eine Reihe von Eigentümlichkeiten aufweisen, die ihnen das Leben auf ganz bestimmten, extremen Standorten erlauben. So kennen wir neben den echten Wasserpflanzen auch die Hygrophilen (z. B. die Hymenophylleen), die zahllosen Xerophilen, wir kennen Halophile (Salzpflanzen) etc., und jede vergleichende Betrachtung derartiger passiver Anpassungen drängt uns zu der Annahme, sie seien durch erbliche Fixierung von aktiven Anpassungen entstanden. Bei manchen Lebermoosen findet man die Gestalt des Thallus von der Beleuchtung abhängig; er bleibt in geringem Licht schmal und verbreitert sich mit der Zunahme der Beleuchtung, wobei er gleichzeitig seine größte Fläche senkrecht zu den einfallenden Strahlen stellt. Die Flächenform des grünen Assimilationsorganes ist, wie wir wissen, zweckmäßig. Sie ist bei den niederen Pflanzen eine aktive Anpassung; wir finden sie dann im Laubblatt der höheren Pflanzen wieder, aber hier erblich fixiert. Aehnliches gilt bei den Wurzeln mancher epiphytischer Orchideen; bei manchen Spezies flachen sich die ergrünenden Wurzeln nur unter dem Einfluß der Beleuchtung ab, bei anderen ist die Abflachung immer vorhanden (Goebel 1898), sie findet auch im Dunkeln statt. Zahlreiche ähnliche Beispiele ließen sich anführen, wenn man die Ausbildung der Dorsiventralität oder der Verticibasalität ins Auge faßt, Erscheinungen, die, wenn sie auch, strenge genommen, vielleicht nicht zu den Anpassungen gehören, hier angeführt werden können, weil sie bei manchen Pflanzen in leicht nachweisbarer Weise von äußeren Faktoren, namentlich Licht und Schwere, verursacht werden, während sie bei anderen auch ohne diese äußeren Reize zustande kommen. So hat z. B. Voechting (1886) gezeigt, daß die Blüten von Epilobium angustifolium und von Hemerocallis fulva ihre Dorsiventralität der Schwerkraft verdanken, also radiär werden, wenn deren einseitige Wirkung ausgeschlossen ist. Bei Amaryllis formosissima aber tritt die Dorsiventralität unter allen Umständen auf, und der Einfluß der Schwere äußert sich nur in einer Verstärkung derselben.

Wie gesagt, die vergleichende Betrachtung drängt dazu, die passiven von den aktiven Anpassungen abzuleiten — dann müßten aber die aktiven Anpassungen erblich sein, und das Experiment ergibt das Gegenteil. Pflanzen, die seit Jahrtausenden in den höchsten Alpen wohnen und sich dort durch sehr charakteristische Formeigentümlichkeiten an die Umgebung angepaßt haben, verlieren diese Anpassungen, wenn sie in der Ebene kultiviert werden. Umgekehrt nahmen viele der von Bonnier (1895) in die hohen Alpen versetzten Ebenenpflanzen dort sofort den alpinen Habitus an, aber ihre Anpassung erlosch bei erneuter Aenderung des Standortes. Ebenso ist in vielen anderen Fällen erwiesen, daß experimentell erzeugte Anpassungen keinen bleibenden Eindruck hinterließen, daß also die Samen der Pflanzen, die eine Zeitlang unter immer gleichen äußeren Umständen

kultiviert worden waren, noch ihre volle Anpassungsfähigkeit beibehalten hatten. Der Zwiespalt zwischen Experiment und Theorie läßt sich zurzeit nur durch Vermutungen überbrücken. Vielleicht erzeugt doch eine aktive Anpassung einen gewissen Eindruck im Idioplasma, d. h. sie disponiert dasselbe, diese bestimmte Anpassung leichter zu wiederholen, als etwa die gegenteilige. Auch findet Entstehen und Vergehen von Anpassungen oft nicht in einer Generation, sondern im Laufe mehrerer Generationen statt; es klingen also offenbar in der zweiten Generation die Einwirkungen, die auf die erste stattgefunden haben, noch nach, und wenn sich die Nachwirkung mit den neuen Einflüssen kombiniert, so tritt anfangs nur eine „partielle" Vererbung und erst nach vielen Generationen eine vollkommene Vererbung auf. Wir kennen ja auch sonst Veränderungen in der Pflanze, die länger andauern als ihre Ursachen, und wir haben bei Besprechung der Periodizität solche Nachwirkungen kennen gelernt, die man bis zu einem gewissen Grade wohl mit der eben postulierten partiellen Vererbung vergleichen kann. Mit dieser Hypothese allein werden wir freilich kaum auskommen. Wir müssen noch eine bestimmte Befähigung der Pflanze voraussetzen, gewisse Anpassungen durch Vererbung zu befestigen und diese Befähigung ist durchaus nicht überall gegeben. Aber in dieser Hinsicht entstehen wohl kaum Schwierigkeiten, da ja in ganz offenkundiger Weise die Fähigkeit zu bestimmten Anpassungen in einzelnen Verwandtschaftskreisen besonders ausgebildet ist, anderen aber fehlt. Es sei insbesondere auf den Parasitismus und die Insektivorie unter den höheren Pflanzen hingewiesen, zu denen in frappanter Weise bestimmte Familien neigen, andere nicht. Ganz ebenso kann nun auch eine Neigung zum Erblichwerden einer Anpassung an das Wasserleben, an einen trockenen Standort etc. da und dort vorliegen, während in anderen Pflanzen vielleicht gerade im Gegenteil die Erhaltung der Anpassungsfähigkeit erstrebt wird. Es treten uns da gewissermaßen zwei verschiedene Prinzipien entgegen: das eine sucht die Pflanze möglichst vielseitig zu erhalten und läßt sie so zahlreiche Standorte erobern, das andere macht sie einseitig, aber dann auch besonders befähigt, extreme Standorte zu besiedeln. Wollten alle Organismen gleiche Ansprüche machen, so wäre die Existenz aller nach Tagen zu zählen. — Die Richtigkeit dieser Behauptung ergibt sich unter anderem aus Vorl. 19. (Metabiose).

Gegen die Vererbbarkeit von Anpassungen sind auf zoologischem Gebiete, ganz besonders durch Weismann, schwere Einwürfe gemacht worden. Weismann (1892) rechnet die Anpassungen zu den sog. „erworbenen" Eigenschaften und sucht zu zeigen, daß die Vererbbarkeit derselben theoretisch unmöglich und praktisch nie konstatiert sei. Dieser Begriff der „erworbenen" Eigenschaften ist in erster Linie für die Verhältnisse im Tierreich geschaffen worden, wo vielfach eine scharfe Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen schon bei den ersten Teilungen der Eizelle eintreten kann. Die Eigenschaften nun, die in den somatischen Teilen, infolge von äußeren Einflüssen oder von funktionellen Reizen, eintreten, werden als erworbene, d. h. im individuellen Leben auftretende, bezeichnet im Gegensatz zu den angeborenen, d. h. den Eigenschaften, deren Anlagen schon im Ei gegeben waren. Man kann vier Kategorien von solchen erworbenen Eigenschaften unterscheiden: 1. Verstümmelungen, 2. Krankheiten, 3. Anpassungen an äußere Einwirkungen, 4. Anpassungen an die

Funktion. Daß durch Verstümmelung oder durch Krankheit bedingte Veränderungen nicht erblich sind, darüber herrscht unter Zoologen wie unter Botanikern nur eine Meinung. Daß für die Vererbung von Anpassungen an äußere Faktoren kein direkter Beweis vorliegt, wurde oben schon zugegeben. Dasselbe gilt für die funktionellen Anpassungen; Voechting (1899) hat solche in großer Menge experimentell hergestellt, sie waren aber zweifellos nicht erblich. Es frägt sich aber, ob prinzipielle Bedenken gegen die Annahme ihrer Vererbbarkeit vorliegen. Das wäre der Fall, wenn man sich die Entstehung der Anpassung im einzelnen Individuum so vorstellt, wie das die Zoologen vielfach zu tun scheinen; sie nehmen an, es müßte den Keimzellen eine Kenntnis von den im Soma entstandenen Veränderungen zukommen, eine solche aber sei nicht gut anders als durch Uebertragung von Idioplasma aus dem Soma in die Keimzellen möglich. Eine solche Annahme (Darwin 1868; Pangenesis) verläßt in der Tat zu sehr den Boden der Empirie. Es will uns nun scheinen, als ob zur Erklärung der im Pflanzenreich bestehenden Verhältnisse eine derartige Annahme nicht nur unnötig, sondern geradezu falsch wäre. Betrachten wir an einem einzelnen Beispiel, wie die Anpassung der Pflanze erfolgt. Versetzen wir eine Landpflanze ins Wasser, so finden wir nicht etwa, daß die schon vorhandenen Laubblätter ihre Gestalt und Struktur ändern, sondern daß sie, gerade weil sie zu solchen Anpassungen nicht mehr befähigt sind, zugrunde gehen; die Anpassung erfolgt vielmehr in den ganz jungen Anlagen dicht am Vegetationspunkt, und in diesen ist „Keimplasma“ oder Idioplasma in viel dominierenderer Weise vorhanden, als in erwachsenen Teilen. Wir finden also in unserem Beispiel (und dieses hat allgemeine Bedeutung), daß die Anpassung gar nicht im Soma erfolgt, sondern im Vegetationspunkt. Vom Vegetationspunkt aber stammen auch die Geschlechtszellen ab, sie können also Eindrücke der Anpassungen erhalten ohne die unverständliche Uebertragung von materiellen Trägern der Anpassung aus dem Soma. Freilich eine Uebertragung, nämlich eine „Reizübertragung“, müssen auch wir annehmen, insofern, als der Vegetationspunkt selbst gar nicht vom Wasser berührt wird, also nur auf indirektem Wege davon unterrichtet sein kann, daß die Pflanze ins Wasser gelangt ist (S. 414). Das gilt auch in anderen Fällen; wenn z. B. Blätter zu Licht- oder Schattenformen heranwachsen, so dürften die Lichtverhältnisse am Vegetationspunkt innerhalb der Knospenschuppen wohl in beiden Fällen die gleichen sein — experimentelle Untersuchung in dieser Hinsicht wäre aber wünschenswert! —, dennoch wird bei den Schattensprossen ein ganz anderes Blatt in der Knospe angelegt als in den Lichtsprossen. Wie Nordhausen (1903) zeigen konnte, sind die charakteristischen Unterschiede im anatomischen Bau des Licht- und Schattenblattes der Buche tatsächlich schon in der Knospe festgelegt, und die bei der Entfaltung herrschenden Lichtverhältnisse spielen nur eine geringe Rolle. Läßt man die Anlage des Lichtblattes ganz im Dunkeln zur Ausbildung gelangen, so erhält man doch die typischen zwei Reihen von Pallisadenzellen (Fig. 115, *I*), während das Schattenblatt als solches kenntlich bleibt, auch wenn es in voller Sonne austreibt (Fig. 115, *II*). Es erfolgt also auch hier die Anpassung am Vegetationspunkt, und die Wirkung überdauert die Ursache; man kann sich demnach wohl vorstellen, wie auf diesem Wege erbliche Rassen zustande kommen.

Tatsächlich ist das ja bei der Buche nicht der Fall; es bedarf aber noch näherer Untersuchung, wie weit die Nachwirkung hier geht, ob also z. B. Zweige, die jahrzehntelang am Licht sich befanden, nach Beschattung länger die Lichtform bilden als solche, die nur ein Jahr lang intensivem Licht ausgesetzt waren.

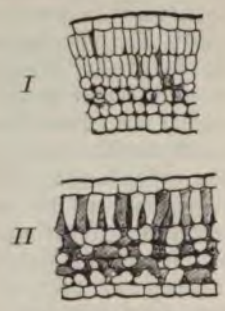


Fig. 115. Querschnitte durch Blätter einer Blutbuche. *I* Anlage eines Lichtblattes im Dunkeln ausgetrieben. *II* Anlage eines Schattenblattes in heller Beleuchtung entwickelt. Nach Nordhausen 1903.

Fragen wir schließlich, wie es sich mit den „funktionellen" Anpassungen verhält, die natürlich nicht scharf von den eben besprochenen getrennt werden können, so sind wir über diese noch weniger orientiert. Die funktionellen Anpassungen, die wir kennen, sind zum größten Teil vor langer Zeit erfolgt, und wir werden wohl annehmen dürfen, daß auch sie zuerst am Vegetationspunkt sich geltend machten. Wo das nicht der Fall ist, wie bei den Versuchen Voechtings (Stengelknollen von Boussingaultia, Blattknolle von Oxalis), da ist, wie gesagt, keine Vererbbarkeit nachgewiesen. Einen sehr interessanten hierher gehörigen Fall hat neuerdings Winkler (1902) beschrieben. Er sah Blumenblätter und Griffel eines Chrysanthemums nach der Blüte ergrünen, wobei allerlei anatomische Veränderungen eintraten, die funktionelle Anpassungen an die Assimilationstätigkeit vorstellen. Aber wir wissen nicht, ob diese Mißbildungen erblich waren, und wir kennen auch die Ursachen derselben nicht, können also nicht behaupten, sie seien erst am erwachsenen Organ wirksam geworden.

Die Vorstellung, die wir uns über die Vererbung „erworbener Eigenschaften" gebildet haben, läßt sich auch noch kürzer ausdrücken. Wir können sagen, erworbene Eigenschaften in dem Sinne, wie oben dargelegt, gibt es nicht; die Eigenschaften treten überhaupt nicht im Soma auf (vgl. Goette 1898), sondern am Vegetationspunkt, und deshalb ist die Möglichkeit ihrer Vererbung gegeben. Bei niederen Organismen, die überhaupt noch keine Trennung von Soma und Keimplasma besitzen, ist das ganz selbstverständlich, und gerade bei diesen sind einige Beobachtungen gemacht worden, wonach die Wirkungen äußerer Einflüsse erblich werden können — freilich liegen hier keine eigentlichen Anpassungen vor; denn die betreffenden Erfolge sind für die Organismen nicht nützlich. (Lit. Pfeffer, Phys. II, 242). Durch bestimmte Einwirkungen hat man Rassen von Bakterien erzogen, die dauernd das Vermögen, Farbstoffe oder gewisse giftige Substanzen zu produzieren, verloren haben. Ebenso gelang es bei verschiedenen Hefen durch längere Kultur in höherer Temperatur die Fähigkeit der Sporenbildung dauernd zu unterdrücken. Charakteristisch ist bei diesem Prozeß die allmähliche Fixierung des Verlustes; denn bei der bestimmten hohen Temperatur hört zwar die Bildung der Sporen sofort auf, aber sie kehrt bei Abkühlung zunächst wieder, und erst bei längerer Dauer der hohen Temperatur wird eine dauernd asporogene Rasse erzielt.

Wir wenden uns zur dritten Form der Variabilität: zu den Mutationen. Namentlich durch die Ausführungen von de Vries (1901) und Korschinsky (1901) stehen sie heute im Vordergrund des Interesses. Man versteht unter Mutationen Abweichungen, die, einmal entstanden,

sofort völlig konstant sind. Die Mutationen sind sprungweise auftretende Veränderungen; ein oder mehrere Charaktere einer Art sind mit einem Schlage abgeändert oder neu gebildet, und sie können sich entweder zuerst an einer aus einem Samen hervorgegangenen Pflanze oder an einer einzelnen Knospe zeigen. Wir nennen zunächst einige Beispiele von sog. Mißbildungen, die nach Art von Mutationen aufgetreten sind. Da sind die Formen zu erwähnen, die geschlitzte Blätter besitzen. Das älteste Beispiel ist Chelidonium laciniatum, eine 1590 in Heidelberg plötzlich aufgetretene Form von Chelidonium majus, die zerschlitzte Laub- und Blütenblätter besitzt, und die sich seit ihrer Entdeckung bis auf den heutigen Tag durch Samen konstant erhalten hat. Durch Mutation sind auch die gefüllten Blüten zahlreicher Pflanzen entstanden und ebenso die Verbänderungen (Fasciationen), die am bekanntesten bei der viel kultivierten Celosia cristata sind. Weitere sehr charakteristische Beispiele für Mutationen sind die strahlblütenlosen Compositen (z. B. Matricaria discoidea); die stachellosen Abarten von Pflanzen, die sonst, z. B. an den Früchten, Stacheln tragen. (Ranunculus arvensis inermis, Datura Tatula); die merkwürdige Capsella Heegeri, die bei Landau wild wachsend gefunden wurde, und von der Graf zu Solms-Laubach (1900) nachweisen konnte, daß sie eine Mutation von Capsella bursa pastoris darstellt. Um auch ein Beispiel für eine notorische Knospenvariation zu geben, sei auf das von Wettstein (1900) bei Prag gefundene Sedum reflexum verwiesen, das an einem einzigen Seitenast eine Fasciation besaß. Dieser Ast wurde in Kultur genommen, blühte, und aus den Samen gingen wieder prachtvoll fasciierte Exemplare hervor.

Was die Mutationen für die Theorie der Entstehung der Arten so besonders wichtig erscheinen läßt, das ist, neben der Konstanz ihrer neuen Eigenschaften, vor allen Dingen der Umstand, daß ihre Neuerungen durchweg Organisationsmerkmale, keine Anpassungen sind. Aber freilich die angeführten Mutationen unterscheiden sich von der Mutterart nur in einem einzelnen Charakter, wie das wohl für die von manchen Autoren als Varietäten bezeichneten Sippen in der Natur zutrifft (z. B. weißblütige Varietäten!), nicht aber für die „elementaren" Arten, die sich gewöhnlich in allen Eigenschaften unterscheiden. Es ist daher die direkte Beobachtung einer Neuentstehung elementarer Arten auf dem Wege der Mutation als ein eminenter Fortschritt in unserer Erkenntnis zu bezeichnen. Und diese Beobachtung verdanken wir H. de Vries (1901 a). Er kultivierte in zahllosen Exemplaren die aus Amerika bei uns eingewanderte und teilweise auch eingebürgerte Oenothera Lamarckiana und konnte das Auftreten von Mutationen, die sich in zahlreichen oder gar in allen Eigenschaften vom Typus unterschieden, mehrfach feststellen; die neugebildeten, aus einem Samenkorn entstandenen, elementaren Arten waren sofort samenbeständig. Wir beschränken uns hier auf die Anführung eines einzelnen Beispieles, der Oenothera Gigas. Hören wir, was de Vries (1901 b), über sie sagt:

„Sie ist von derselben Höhe, wie die Mutterart, aber der Stengel ist dicker, dichter beblättert, mit einer breiteren Krone weitgeöffneter Blumen, und mit viel dickeren Knospen. (Vgl. Fig. 116 u. 117.) Die Früchte erreichen nur die halbe Länge und enthalten somit weniger Samen; diese aber sind voller, rundlicher und schwerer als sonst. Dieser Typus entstand in meiner Kultur im Jahre 1895 [unter 14 000

Sämlingen] in einem einzigen Exemplar." Durch Vermeidung jeder Kreuzung wurde reiner Same von diesem geerntet (1896). „Die Aussaat fand im nächsten Frühjahr statt (1897). Sobald das dritte und das vierte Blatt sich entfalteten, zeigte sich der Unterschied. Alle die jungen Pflänzchen waren anders als die der Mutterart, kräftiger und breiter beblättert, dunkler

Fig. 116. Oenothera Lamarckiana, Sproßgipfel am Anfang der Blüte; *b* verwelkte Blüte, dem Tragblatt aufliegend. Nach de Vries 1901.

Fig. 117. Oenothera Gigas, 1895 aus O. Lamarckiana entsprungen. Sproßgipfel am Anfang der Blüte. Bei *a* ist ein Kronblatt abgebrochen; *b* verwelkende Blüte. Nach de Vries 1901.

von Farbe. Sie waren mehrere Hundert an Zahl, bildeten aber offenbar nur einen einzigen Typus. Und als sich im Laufe des Sommers erst die Stengel, dann die Blätter, Knospen und Blüten und endlich die Früchte zeigten, war es über allen Zweifel erhoben, daß eine neue und konstante Art aufgetreten war." — „In einem einzigen Exemplar entstanden, war O. Gigas sofort samenbeständig und rein; mit einem Sprung aus der Mutterform hervorgegangen, stand die Art mit einem Male in ihrer Vollendung da." „In dieser Weise sind auch meine übrigen Arten entstanden, plötzlich und ohne Uebergänge."

An die Beobachtungen von de Vries schließen sich nun aber eine ganze Reihe von Fragen an, von denen wir nur die wichtigsten streifen können. Vor allem, wie kann sich eine in einem Exemplar entstandene elementare Art im Freien erhalten? Nehmen wir an, es trete Kreuzung mit dem Typus ein, so wird die Art wohl bald verschwinden, es müßten denn ihre Eigenschaften absolut „dominierende" sein; auch dürfte keine nachträgliche „Spaltung" eintreten, wie bei den Erbsenbastarden. Daß so etwas vorkommen kann, beweisen die

Erfahrungen der amerikanischen Landwirte mit dem „Anconschaf". Es trat 1791 in Massachusetts ein Lamm von Dachshundwuchs auf. Bei geschlechtlicher Vereinigung mit der Mutterrasse dominierte stets die Anconrasse, die sich also auch ohne künstliche Trennung, ohne Selektion, rasch vermehrte (Darwin 1868). — Nehmen wir Selbstbefruchtung an, so kann eine Erhaltung der neuen Art auch nur dann stattfinden, wenn sie stärker ist als die Mutterart und diese allmählich verdrängt. Ein geselliges Vorkommen mehrerer naheverwandter Arten wäre also unter diesen Umständen schwer verständlich. Bei dieser Sachlage dürfte es am Platze sein, auf eine andere Möglichkeit hinzuweisen. de Vries sah die meisten seiner neuen Arten nicht nur einmal, sondern mehrfach aus der Mutterart hervorgehen. Da liegt es nicht ganz ferne, anzunehmen, daß die alte Art in immer steigendem Maße die neuen Arten produziert. Eine Ursache dafür wissen wir freilich nicht anzugeben, aber es ist zu bedenken, daß die Entstehung einer Mutation ja ohnedies eine innere Veränderung des mutierenden Organismus voraussetzt. Die neuen Eigenschaften müssen, wie schon Nägeli (1884) scharfsinnig auseinandersetzte, fix und fertig als Anlagen gegeben sein — Anlagen, die zunächst „latent" sind und sich später auch entfalten. Und wenn eine Anlage einmal den Weg zur Entfaltung gefunden hat, dann kann ihr das in der Folge auch in steigendem Maße gelingen. Es würden sich demnach neue Eigenschaften eines Organismus ähnlich verhalten, wie gewisse Ahnencharaktere, die auch nur gelegentlich einmal als sog. „Rückschläge" in Erscheinung treten und gewöhnlich als latente Anlagen weiter vererbt werden. So wenig wir bei diesen die Ursachen kennen, die zur Entfaltung führen, so wenig sind sie uns bei den Mutationen bekannt. Wir müssen uns also zurzeit damit begnügen, zu konstatieren, daß es innere Ursachen sind, was freilich auch nicht mehr besagt, als daß wir sie nicht kennen.

Wenn nun nach de Vries die Mutation und nicht die individuelle Variation die Ursache für die Entstehung der Arten ist, dann ist auch die Bedeutung der Selektion eine ganz andere als in Darwins Theorie. Nach Darwin konkurrieren im Kampf ums Dasein die einzelnen Individuen; durch Selektion der bestausgerüsteten Varianten bildet sich allmählich eine Art. Nach de Vries aber konkurrieren die fertigen Arten. Ihre Entstehung durch Mutation wird in keiner Weise erklärt; wir haben also durch de Vries wohl eine „Mutationstheorie", aber es fehlt noch gänzlich die Theorie der Mutation.

Die Bildung weiter voneinander entfernter Arten aus den elementaren, ist nach de Vries leicht verständlich, sie kommen einfach dadurch zustande, daß viele petites espèces im Kampf ums Dasein verschwinden. Es können freilich auch von vornherein durch Mutation so große Sprünge entstehen, daß eine neue Gattung oder eine neue Familie gebildet wird. Capsella Heegeri z. B. würde man, wenn man ihren Ursprung nicht kennte, kaum in der Gattung Capsella untergebracht haben. Es ist auch wohl möglich, daß ganze Gattungen und Familien in einem Hauptcharakter auf Monstrositäten zurückzuführen sind. Bei Fuchsia hat z. B. Hildebrand (1899) eine durch Mutation entstandene zygomorphe Blüte aufgefunden (Fig. 118). So könnte also auch die Entstehung der verwandten Gattung Lopezia auf eine „Mißbildung" zurückzuführen sein. Vgl. Sachs (1893).

Schon Hofmeister (1868, S. 564) schrieb den Mutationen eine be-

deutende Rolle bei der Artenbildung zu; er sagt: „nicht dadurch, daß kleine Differenzen von der gewohnten Entwicklung, die sämtlich nach derselben Richtung hin liegen, Generationen hindurch sich summieren, kommt die neue Form zustande; sie tritt mit einem Schlage, vollendet in ihren weiten Abweichungen von der Stammform, in die Erscheinung." — Es mag aber wohl sein, daß sich mit der Zunahme unserer Kenntnisse die Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen der Variation etwas mehr verwischen; gewiß aber wird die Mutabilität die vornehmste, wenn auch nicht die einzige Quelle der Artbildung bleiben. Daß Arten auch der individuellen Variation ihren Ursprung verdanken, wie das in extremster Weise Wallace behauptete, erscheint uns freilich so gut wie ausgeschlossen, aber daß sie durch Bastardierung entstehen können, ist in einzelnen Fällen sicher gestellt, und daß sie der Anpassung ihre Entstehung verdanken, ist besonders für die, in neuerer Zeit mehr beachteten sog. „biologischen" Spezies bei parasitischen Pilzen wahrscheinlich. Leider müssen wir es uns versagen, auf diese noch einzugehen.

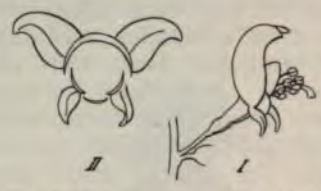


Fig. 118. Eine zygomorphe Fuchsienblüte. Nach Hildebrand, (1899). *I* Seitenansicht, *II* Grundriß.

Es konnte sich in dieser Vorlesung nur um eine flüchtige Skizze über die Theorie der Artbildung handeln, bei der notwendigerweise zahlreiche Beobachtungen und Gesichtspunkte unberücksichtigt bleiben mußten. Wir verweisen daher auf die Spezialliteratur, in der freilich vielfach eine bestimmte einzelne „Theorie" sehr dominiert. Die Aufgabe der nächsten Zeit wird aber zweifellos weniger in der Aufstellung neuer Theorien, als in systematischen Beobachtungen und Experimenten gesucht werden müssen. Von Schriften, in denen sich zusammenfassende Darstellungen der Deszendenztheorie finden, nennen wir noch: Wallace (1891), Weismann (1902), Reinke (1901), Wettstein (1903).

Literatur zu Vorlesung 30.

Bonnier. 1895. Annales sc. nat. VII, **20**, 217.
Darwin. 1860. Die Entstehung der Arten (Deutsch von Bronn nach der 2. Aufl.). — 1868. Das Variieren d. Tiere u. Pflanzen. Deutsch von Carus.
Goebel. 1898. Studium u. Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München.
Goette. 1898. Vererbung u. Anpassung. Rektoratsrede, Straßburg.
Hildebrand. 1899. Botan. Centralbl. **77**, 177.
Hofmeister. 1868. Allgem. Morphologie d. Gewächse. Leipzig.
Jordan. 1875. Rem. sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines. Lyon.
Klebs. 1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena.
Korschinsky. 1901. Flora **89**, 240.
Ludwig. 1900. Botan. Centralbl., Beihefte **9**, 89.
Nägeli. 1884. Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig.
Nordhausen. 1903. Ber. D. bot. Ges. **21**, 30.
Reinke. 1901. Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.
Rosen. 1889. Bot. Ztg. **47**, 565.
Sachs. 1893. Flora **77**, 234, Anm.
Schenk. 1884. Ber. D. bot. Ges. **2**, 479.
Solms-Laubach, H., Graf zu. 1900. Bot. Ztg. **58**, 167.

Vöchting. 1886. Jahrb. f. wiss. Bot. 17, 297.
— 1898. Jahrb. wiss. Bot. 31, 391.
— 1899. Jahrb. f. wiss. Bot. 34, 1.
de Vries. 1901 a. Die Mutationstheorie 1. Leipzig.
— 1901 b. Die Mutationen u. die Mutationsperioden. Leipzig.
Wallace. 1891. Der Darwinismus. Deutsch von Brauns. Braunschweig.
Weismann. 1892. Ges. Aufsätze über Vererbung. Jena.
— 1902. Vorträge über Deszendenztheorie. Jena.
Wettstein, R. v. 1900. Ber. D. bot. Ges. 18, (184).
— 1903. Der Neu-Lamarckismus. Jena.
Winkler, H. 1902. Ber. D. bot. Ges. 20, 494.

III. Teil.

Energiewechsel.

Vorlesung 31.

Die Energieformen der Pflanze.

Dem Gesetz von der Erhaltung des Stoffes, als dessen Konsequenzen wir die Erscheinung des Kreislaufes der Elemente in der Organismenwelt kennen gelernt haben, stellt die neuere Physik das Gesetz der Erhaltung der Energie zur Seite. Nach diesem Gesetz ist die Summe von Energie, die in der Welt vorhanden ist, eine konstante; Energie kann nicht neu geschaffen, kann auch nicht zerstört werden, sie kann nur ihre Gestalt wechseln; es kann also, um bestimmte Beispiele zu nennen, Wärmeenergie in mechanische Energie, oder elektrische Energie in Lichtenergie umgewandelt werden. Es bedarf keiner besonderen Beweise, daß die Gesetze der Erhaltung von Stoff und Energie in der lebendigen Welt ebenso gelten, wie in der leblosen. Dann erwächst uns aber die Aufgabe, so, wie wir im ersten Abschnitt den Stoffwechsel der Pflanze studiert haben, nun den Energiewechsel ins Auge zu fassen, d. h. vor allem einmal die Grundfragen zu beantworten: „woher bezieht die Pflanze ihre Energie und wie wandelt sie dieselbe um?“ Wir berühren freilich diese Fragen hier nicht zum erstenmal, denn wir konnten bei Besprechung des Stoffwechsels die Erwähnung des damit zusammenhängenden Energiewechsels nicht vermeiden. Auch entspringt die Trennung von Stoffwechsel und Energiewechsel lediglich praktischen Bedürfnissen; in der Natur sind beide auf das innigste verkettet.

So mußten wir hervorheben, daß bei der Kohlenstoffassimilation der grünen Pflanze Licht nötig ist, genauer gesagt, daß Lichtenergie verschwindet und in chemische Energie überführt wird, welch letztere sich in den Assimilationsprodukten nachweisen läßt. Es wurde auch schon erwähnt, daß das Sonnenlicht die wichtigste Quelle von Energie für alle Lebewesen darstellt, denn diejenigen Pflanzen und die Tiere, welche sie nicht direkt mit Hilfe des Chlorophylls auszunutzen verstehen, sind durchaus darauf angewiesen, die Assimilate der grünen Pflanze zu erlangen, womit sie also *indirekt* die Energie des Sonnenlichtes empfangen. Damit ist schon gesagt, daß nicht nur Lichtenergie, sondern in manchen Fällen auch chemische Energie, gewonnen durch Einführung von materiellen Körpern („Nahrung“) als primäre Energiequelle in der Pflanze Verwendung findet. Die Nahrung wird ja, wie wir gesehen haben, nur zu einem geringen Teil zum Aufbau des Organismus benutzt; der größere Teil wird in der Atmung oder in verwandten Prozessen wieder zerstört, und es wird die bei dem Abbau komplizierterer Verbindungen frei werdende chemische Energie

im Betriebe der Pflanze ausgenutzt. Mit der „Nahrung" erwirbt aber die Pflanze auch andere Energieformen, die ganz unabhängig von dem Betriebsstoffwechsel in Aktion treten können. Es können ja elektrische Energie, osmotische und Oberflächenenergie oder Kristallisationsenergie den eingeführten Körpern eigen sein, und diese spielen, mit Ausnahme der Elektrizität, alle notorisch eine große Rolle in der Pflanze. Daß die Pflanze auch elektrische oder mechanische Energie, die ihr in freiem Zustand, also nicht an materielle Körper gebunden, von außen geboten werden, irgendwie auszunutzen versteht, ist nicht wahrscheinlich; jedenfalls aber ist uns davon nichts bekannt; wir wissen im Gegenteil, daß die Pflanze ohne solche Energiezufuhr gedeiht. Anders ist es mit der Wärme. Es ist schon früher ausgeführt worden, daß alle pflanzliche Tätigkeit an bestimmte engbegrenzte Temperaturen gebunden ist. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, daß die Wärme des Außenmediums eine Energiequelle für die Pflanze darstellt. Nun besteht ja gar kein Zweifel darüber, daß die Pflanze Wärme aus ihrer Umgebung absorbieren *muß*, sobald sie tiefer temperiert ist als die Außenwelt; und dieser Fall ist keineswegs selten. Nimmt dann die Pflanze auf diese Art Wärme auf, so steigt damit notwendig ihr Energieinhalt. Diese Tatsache ist aber nur von geringem Interesse, weil sie ganz selbstverständlich ist. Was wir eigentlich wissen möchten, wäre, ob die Pflanze eine solche Wärmezufuhr von außen her *nötig* hat, und auf diese Frage können wir keine sichere Antwort geben; aller Wahrscheinlichkeit nach braucht sie dieselbe nicht.

Mit dem Licht und mit der Nahrung erwirbt also die Pflanze wahrscheinlich alle notwendige Energie. Es ist für uns ein Postulat des Kausalitätsprinzips, daß die Gesamtenergie des Pflanzenkörpers *von außen* eingeführt werden muß, da in der Pflanze so wenig wie in der unbelebten Natur eine Schaffung von Energie möglich ist. Was wir also zu untersuchen haben, ist die Frage: in welcher Weise wird die eingeführte Energie umgestaltet? So gut wie im Organismus chemische Verbindungen auftreten, die nur *er* zu bilden vermag, so gut könnten auch Energieformen in ihm entstehen, die anderwärts nicht bekannt sind. Einstweilen wissen wir aber von solchen spezifisch organischen Energien nichts. Aber wir kennen die Veränderungen der eingeführten Energie überhaupt nur sehr wenig. Der Forschung zugänglich sind vor allem die nach außen tretenden Endglieder der Verwandlungen, während über die Veränderungen im Innern nur Vermutungen aufgestellt werden können. Unter allen diesen Endgliedern der Verwandlung steht als die wichtigste: die mechanische Energie. Die Bewegungen, die der Organismus sowie seine Teile ansführen, sind offenbar eine seiner auffallendsten und darum auch meiststudierten Leistungen. Daneben ist die Produktion von Wärme zu nennen, als ein Vorgang von sehr großer Verbreitung, über dessen Bedeutung wir freilich nur wenig wissen, während wir über seine Ursachen genauer orientiert sind. Außer der Wärmebildung ist dann noch die Entstehung von elektrischen Strömen und von Licht in der Pflanze zu besprechen, zwei Erscheinungen, die bis heute in der Physiologie nur eine unbedeutende Rolle spielen.

Mit den Bewegungserscheinungen wird sich dieser dritte Teil unserer Vorlesungen fast ausschließlich zu beschäftigen haben; ehe wir mit ihnen beginnen, wollen wir aber noch kurz die anderen in

den Pflanzen auftretenden Energien, die Wärme, das Licht, die Elektrizität besprechen.

Die Pflanze folgt im allgemeinen in ihrer Temperatur dem Außenmedium; sie gibt manchmal Wärme nach außen ab, manchmal nimmt sie solche von außen auf; sie entbehrt also besonderer Einrichtungen, wie sie die sog. warmblütigen Tiere besitzen, um eine konstante, von der Außenwelt unabhängige Temperatur zu erzielen. Durch Strahlung, außerdem aber auch durch Transpiration, kann die Temperatur des Pflanzenkörpers sogar unter die der Umgebung herabgedrückt werden. Will man eine Produktion von Wärme in der Pflanze nachweisen, so gilt es demnach, die Strahlung und vor allem die Transpiration zu hindern und auch Wärmeverluste durch Leitung einzuschränken, andrerseits natürlich auch die Ursachen eines Wärmegewinns von außen, also vor allem Insolation, zu vermeiden. Die alleinige Unterdrückung der Transpiration bewirkt es oft schon, daß ein Pflanzenteil, der bisher unter der Lufttemperatur blieb, nunmehr eine Temperatur annimmt, die die Lufttemperatur etwas übersteigt. Deutlicher läßt sich eine Temperatursteigerung nachweisen, wenn man entweder von vornherein massige Pflanzenteile, die also eine kleine Oberfläche haben, zur Untersuchung wählt, oder wenn man die Versuchsobjekte in größeren Mengen anhäuft und mit einem schlechten Wärmeleiter umgibt. So übersteigt die Temperatur in vielen Infloreszenzen die Temperatur der Luft um ein Beträchtliches; Ueberschüsse von 5—10° C sind keine Seltenheit. Erwärmungen um einige Grade kann man leicht durch Anhäufen von keimenden Samen, Vegetationspunkten, Blütenknospen in einer Kochflasche erzielen, wenn man diese mit einem schlechten Wärmeleiter umgibt und außerdem dafür Sorge trägt, daß genügend Sauerstoff in sie eindringen kann. Werden die gleichen Objekte in totem Zustande unter denselben Bedingungen beobachtet, so bleibt die Temperatursteigerung aus, wenn Mikroorganismen ferne gehalten werden. Handelt es sich aber um den Nachweis geringerer Temperaturdifferenzen an einzelnen Pflanzenorganen, so hat man sich der bekannten thermoelektrischen Methode zu bedienen; die zwei Lötstellen zwischen Kupfer- und Eisendraht werden in Form von Nadeln hergestellt, die überfirnißt sind; die eine wird in den zu untersuchenden Pflanzenteil eingestochen, die andere befindet sich in Luft oder in einem anderen Pflanzenteil, der als Vergleichsobjekt dient, und ein Galvanometer läßt dann aus der Größe seines Ausschlages direkt auf die Temperaturdifferenz zwischen beiden Nadeln schließen (Dutrochet 1840).

Auf diese Weise kann man aber nur qualitativ feststellen, ob eine Pflanze Wärme produziert oder nicht, die wichtigere Frage nach der Menge der produzierten Wärme läßt sich nur durch minutiöse kalorimetrische Untersuchungen eruieren, denen mannigfache Schwierigkeiten entgegenstehen. Nach G. Bonnier (1893) kann 1 kg keimender Samen oder junger Pflänzchen pro Minute 20, 50, ja selbst über 100 Kalorien, also ganz respektable Wärmemengen entwickeln (1 Kal. = die Wärmemenge, die 1 g Wasser von 0 auf 1° C erwärmt). Daß bei der Wärmeproduktion der Zustand der Pflanze und die äußeren Umstände eine große Rolle spielen, tritt nicht nur bei den kalorimetrischen, sondern auch schon bei thermometrischen Messungen hervor. Und an die letzteren müssen wir uns zurzeit halten, da erst wenige kalorimetrische Untersuchungen angestellt sind.

In auffallender Weise hängt die Wärmeproduktion vom Entwicklungszustand des Pflanzenteils ab, derart, daß im allgemeinen die Vegetationspunkte und die jugendlichen Organe mehr Wärme produzieren, als die gleichen Teile im erwachsenen Zustand; doch hat Dutrochet (1840) auch für die erwachsenen Stengel vieler Pflanzen einen Ueberschuß von 0,1 bis 0,3° C über die Lufttemperatur konstatieren können, wenn die Transpiration aufgehoben war. Aehnlich verhalten sich auch Hutpilze, während in Blättern und Früchten die Erwärmung durchgehends noch geringer ausfällt. Aber es gibt auch Organe, die im erwachsenen Zustand die maximale Wärmeproduktion aufweisen, und gerade die stärksten Temperaturüberschüsse und die höchsten Temperaturen sind in ausgewachsenen Teilen von Blüten oder Infloreszenzen nachgewiesen worden. An diese Objekte wird man sich überhaupt zu halten haben, wenn es sich darum handelt, die Wärmebildung in der Pflanze bequem zu demonstrieren, denn hier genügt oft schon das Gefühl zu ihrem Nachweis. Das Thermometer hat dann auch ergeben, daß die Infloreszenzen von Palmen und Cycadeen, sowie gewisse Partien in der Blüte von Victoria regia nicht selten 10 und mehr Grad höher temperiert sind als die Luft, und namentlich bei Araceen werden noch viel höhere Werte erreicht. So fand Kraus (1894) an Thermometern, die von mehreren Keulen von Arum italicum umgeben waren, maximale Temperaturen von 49,2 und selbst 51,3° C, und diese waren um 33,2 bezw. 35,9° C höher als die Lufttemperatur. In der Natur wird wohl durch Transpiration für die nötige Abkühlung gesorgt werden, denn die im Experiment gefundenen Temperaturen könnte die Pflanze auf die Dauer schwerlich aushalten. Besondere Anpassungen können freilich überall ausgebildet werden, und so kennen wir auch Bakterien, die durch hohe Lage ihres Temperaturmaximums ausgezeichnet sind, und die sehr lebhaft Wärme produzieren (Cohn 1893).

Unter den äußeren Einflüssen ist an erster Stelle die Temperatur selbst zu nennen, denn die Wärmebildung macht die Pflanze nicht etwa unabhängig von der Außentemperatur; wie bei der Verbrennung der Kohle etc. läßt sich der Beginn der Wärmeproduktion erst durch eine genügend hohe Temperatur erzielen. Die Knospen von Aesculus konnten bei 5—6° C das Thermometer nicht zum Steigen veranlassen, während sie bei ca. 20° einen Ueberschuß von 0,63° C ergaben; Weizenkeimlinge, die bei 11° einen Ueberschuß von 1,1° ergaben, erzielten 1,4° C bei 15° C. Es fehlt aber noch an systematischen Untersuchungen dieser Abhängigkeit; insbesondere müßte eingehend erforscht werden, ob mit dem Steigen der Außentemperatur über ein gewisses Maß die Wärmeproduktion von seiten der Pflanze wieder eingeschränkt wird.

Sehr häufig ist eine gewisse Gesetzmäßigkeit im zeitlichen Verlauf der Wärmeentwicklung beobachtet worden. Bei Arum italicum hat die jugendliche Infloreszenz zunächst ungefähr denselben Wärmeüberschuß, wie beliebige andere Pflanzenteile. Die starke Erwärmung setzt erst mit der Oeffnung der Spatha gegen Abend ein, nimmt rasch an Intensität zu, um noch vor Mitternacht ein ausgesprochenes Maximum zu erreichen. Am nächsten Morgen ist wieder die Lufttemperatur erreicht, und es bleibt bei dieser einmaligen Erwärmung. Bei Victoria regia macht sich schon 9 Stunden vor Eröffnung der Blüte der Beginn der Erwärmung geltend, und diese steigt bald

nach der Oeffnung (gegen Abend) auf ihren maximalen Wert; es tritt dann im Laufe der Nacht Abkühlung ein, aber auf diese folgt am Abend des zweiten Tages ein zweites, kleineres Maximum. (Knoch 1899). Solche Periodizität ist nun bei allen länger andauernden Wärmeproduktionen zur Beobachtung gelangt. Das Maximum zeigt nicht selten von Tag zu Tag eine Verschiebung nach vor- oder rückwärts, fällt aber auf die Tagesstunden, Vor- oder Nachmittag, anscheinend nie auf die Nacht. Die nächste Ursache dieser Periodizität muß natürlich mit einer periodischen Aenderung in der Außenwelt verknüpft sein, es ist aber zurzeit nicht genauer verfolgt, ob etwa die Temperatur in diesem Sinne wirkt.

Eine sehr enge Beziehung weist die Wärmeproduktion zur Atmung auf. Es wurde schon erwähnt, daß der oben geschilderte Versuch mit keimenden Samen nur dann gelingt, wenn für genügende Sauerstoffzufuhr gesorgt ist. Auch ist schon lange bekannt, daß der Sauerstoffkonsum mit der Erwärmung steigt, und daß er bei den sich stark erwärmenden Blüten und Infloreszenzen ein ganz enormer ist. Eingehende Untersuchungen an Arum italicum hat schon Garreau (1851) ausgeführt, der eine fast vollkommene Proportionalität zwischen Sauerstoffaufnahme und Temperaturzunahme feststellte. Andrerseits konnte Erikson (1881) nachweisen, daß mit Entziehung des Sauerstoffs, also mit Beginn der intramolekularen Atmung die Temperatur sich kaum über die der Luft erhebt. Bei Arum z. B. ergab sich ein Temperaturüberschuß von 0,3° bei intramolekularer Atmung, gegenüber 16,5° bei normaler Atmung, bei Raphanuskeimlingen 0,2° C gegenüber 5,7° C. Auf der anderen Seite ist bekannt, daß in Gärungen, auch wenn sie anaerob verlaufen, beträchtliche Erwärmungen des Gärsubstrats eintreten können. Erikson fand z. B. unter bestimmten Versuchsbedingungen durch gärende Hefe einen Temperaturüberschuß von fast 4° C, während dieselbe Hefe die Temperatur nur um 0,2° C steigerte, wenn sie statt Traubenzucker Milchzucker erhielt, also keine Gärung erregen konnte. Das stimmt mit der früher konstatierten Tatsache, daß Wachstum — und wir können gleich hinzufügen auch Bewegung — bei gewöhnlichen Pflanzen durch die intramolekulare Atmung nicht, bei den Anaeroben aber durch die Gärung sehr wohl unterhalten werden kann. Wenn wir schließlich noch erwähnen, daß auch bei der durch traumatische Einflüsse erzielten Atmungssteigerung (vgl. S. 244) eine Vermehrung der Wärmeproduktion beobachtet wurde (Richards 1896), so sind wohl Beziehungen zwischen Atmung und Wärmeproduktion zur Genüge konstatiert.

Diese Beziehungen erfahren am einfachsten eine Erklärung, wenn wir annehmen, daß die Atmung sowie die verwandte Gärung die Quelle der produzierten Wärme ist. Es ist ja früher ausdrücklich darauf hingewiesen worden, daß bei der Oxydation organischer Stoffe und ebenso bei manchen Zerspaltungen chemische Energie frei werden muß, und gerade in dieser frei werdenden Energie erblickten wir die Bedeutung der genannten Vorgänge. Daß nun diese frei werdende Energie teilweise oder völlig als Wärme auftreten kann, bedarf keines Beweises, da wir uns ja auch im gewöhnlichen Leben zur Erzeugung von Wärme der Verbrennung bedienen. Wohl aber kann man die Frage aufwerfen, ob die Atmung auch zur Erzielung der beobachteten Wärmemengen genüge. Das ist bis jetzt nur durch Bonnier (1893) näher

verfolgt worden, der die gemessenen Wärmemengen verglich mit den auf Grund der Sauerstoffaufnahme, bezw. der Kohlensäureabgabe, berechneten theoretischen Mengen. Wenn seine Experimente und Berechnungen zutreffen — eine Nachprüfung wäre zu wünschen — dann würde tatsächlich bei der Keimung vieler Samen mehr Wärme produziert, als bei der Atmung entstanden sein kann. Nun gibt es ja auch andere Prozesse in der Pflanze, die zur Wärmebildung führen können, so die Lösung von festen Körpern, die Mischung von Flüssigkeiten, ferner die Quellung und endlich die Reibung, z. B. die Reibung des Wasserstromes an den Gefäßwandungen. Inwieweit diese Prozesse im einzelnen tatsächlich eine Rolle spielen, wissen wir nicht, wir werden aber kaum fehl gehen, wenn wir annehmen, daß sie von sekundärer Bedeutung sind, und daß tatsächlich die Atmung in erster Linie als Quelle der vegetabilischen Wärme zu bezeichnen ist.

Wenn nun aber der gesamte Inhalt des Atmungsmaterials an chemischer Energie durch die Atmung als Wärme frei gemacht würde, so könnten wir an der früher gegebenen Deutung der Atmung nicht festhalten. Soll die Atmung eine Quelle der Energie zum Unterhalt des Lebensbetriebes liefern, so kann die chemische Energie nicht völlig in Wärme umgesetzt werden, denn sonst müßte man ja, wie schon hervorgehoben wurde, die Atmung durch von außen zugeführte Wärme ersetzen können, was nicht der Fall ist. Es müssen offenbar andere Energieformen in der Atmung erzeugt werden, die auf andere Weise nicht hergestellt werden können; die Wärme kann nur Nebenprodukt sein — ja sie muß sogar geradezu als ein Verlust an verwendbarer Energie bezeichnet werden. Dies gilt wenigstens für die Mehrzahl der Pflanzenorgane; aber es läßt sich nicht für alle behaupten und steht offenbar in schlechter Uebereinstimmung mit der extremen Wärmeproduktion in manchen Blüten. Bei Arum italicum z. B. ist es ein ganz bestimmtes Organ, nämlich die „Keule", welches die Wärme produziert. Diese Keule besteht nach den Untersuchungen von G. Kraus (1894/95) vor dem Aufblühen zu $^3/_5$ aus Wasser, zu $^2/_5$ aus Trockensubstanz; und in der Trockensubstanz finden sich 80 Proz. Kohlehydrate, die im Laufe weniger Stunden völlig verbraucht werden und nachweislich fast vollkommen zu Kohlensäure und Wasser verbrennen, während die N-haltige Substanz intakt bleibt. Die Keule ist aber ein ausgewachsenes Organ, das bald nach der Blüte funktionslos wird, und in dem während der rapiden Verbrennung irgend welche besondere Leistungen, wie sie in wachsenden Organen stattfinden müssen, gar nicht vermutet werden können. Es läßt sich also in diesem Fall die Annahme, es werde die ganze Kohlehydratmenge ausschließlich zur Wärmebildung verbraucht, gar nicht umgehen. Daß aber solche Stoffmengen ohne irgend welchen Nutzen für die Pflanze zu Heizzwecken ausgegeben werden, wird niemand annehmen wollen. Man wird daher bei Arum und überhaupt bei den wärmeproduzierenden Blüten die auftretende Wärme nicht als nutzloses Nebenprodukt ansehen dürfen, sondern als Hauptprodukt betrachten, das seine Bedeutung in der Anlockung von Insekten hat, wie das von Delpino (1870) und Kraus (1894/95) ausgeführt wurde. Man wird aber dann diese Wärmeproduktion in den Blüten als ein Phänomen sui generis bezeichnen müssen, das biologisch mit der Wärmeproduktion an anderen Orten gar nichts zu tun hat, wenn auch die Wärme rein physio-

logisch betrachtet, auf die gleiche Weise erzeugt wird, wie bei der gewöhnlichen Atmung aller Pflanzen, aller Organismen.

Wenn wir also zurzeit eine sichere Deutung für die Wärmeproduktion in der Pflanze im allgemeinen nicht geben können, so ist doch der Weg klar vorgezeichnet, wie wir zu einer solchen gelangen können. Es sind dazu umfassende kalorimetrische Untersuchungen nötig, die allein einen Aufschluß geben können, welche Wärmemengen erzeugt werden, und in welchem Verhältnis sie zu der Gesamtenergie stehen, die bei der Atmung in Freiheit gesetzt werden kann. Trotz alledem sind wir über die Wärmeproduktion noch gut orientiert im Vergleich zu den geringen Kenntnissen, die wir über die Lichtproduktion in der Pflanze haben. Freilich ist auch die Aussendung von Licht eine sehr viel seltenere Erscheinung als die Erzeugung von Wärme, und deshalb ist sie von geringerem Interesse. Das „Leuchten" ist im Pflanzenreich auf gewisse Pilze und Bakterien beschränkt. (Lit. bei Verworn 1901.) Es ist unmittelbar an den Lebensprozeß gekettet, und man hat bis jetzt eine Substanz, die Lichtstrahlen aussendet, noch nicht aus dem Organismus isolieren können, obwohl lebl ose leuchtende Substanzen bekannt sind. Das Leuchten beruht nicht etwa auf „Lichtspeicherung", sondern es ist von einer vorhergehenden Beleuchtung ganz unabhängig; leuchtende Bakterien und Rhizomorphen senden auch bei andauernder Dunkelkultur ihre Strahlen aus. Zweifellos steht fest, daß das Leuchten mit der Atmung in ähnlichem Zusammenhang steht, wie die Wärmebildung, denn es findet nur bei Zufuhr reichlicher Sauerstoffmengen statt. Man weiß auch, daß es an relativ niedere Temperatur gebunden ist, daß also leuchtende Organismen bei höherer Temperatur das Vermögen Licht auszusenden verlieren, eventuell sogar dauernd verlieren. Beijerinck (1890) hat für die von ihm studierten Bakterien auch nachweisen können, daß das Leuchten von der Gegenwart bestimmter Nährstoffe abhängt. Da diese aber bei verschiedenen Arten different sind, so läßt sich hieraus kein Schluß von allgemeinerer Bedeutung ziehen. Und noch weniger als über die Ursachen, wissen wir über den Nutzen, den das Leuchten den betreffenden Organismen gewährt. Bei dieser Sachlage scheint es uns am zweckmäßigsten, auf die bisher erforschten Details gar nicht einzugehen und uns sofort zu einer dritten Energieform zu wenden, die in Pflanzen zur Beobachtung gelangt, nämlich zur Elektrizität.

Es ist schon lange bekannt, daß man von unverletzten lebenden Pflanzenteilen elektrische Ströme ableiten kann, die mit Hilfe eines feinen Galvanometers oder des Kapillarelektrometers nachgewiesen werden können. Legt man nichtpolarisierbare Elektroden an das Blatt einer beliebigen Dikotyle derart, daß die eine Elektrode das Mesophyll, die andere die Mittelrippe berührt, so findet man in der Regel einen positiven Strom, der in der Richtung von der Rippe zur Blattfläche geht. Die Rippe verhält sich also positiv gegenüber der Blattfläche; sie verhält sich ferner ebenfalls positiv gegen die schwächeren Seitennerven. Verbindet man aber zwei symmetrisch zur Rippe gelegene Punkte, so erhält man keinen Strom; ebensowenig, wenn man zwei beliebige Punkte eines Stengels verbindet. Treten, wie im letztgenannten Fall, in der intakten Pflanze keine Ströme auf, so lassen sie sich sofort erzielen, wenn man Einschnitte oder Quetschungen anbringt, und es wird dann diejenige Elektrode positiv, die der Verletzung zunächst liegt. Verbindet man die intakte Epi-

dermis mit dem Querschnitt eines Blattes, so ergibt sich ein Strom in der Richtung nach der Verletzungsstelle; dieser wechselt aber seine Richtung, wenn nun die Epidermis abgetragen wird, wenn also ein Längsschnitt mit einem Querschnitt verbunden wird, er fließt also jetzt vom letzteren zum ersteren.

Im Jahre 1878 machte KUNKEL den Versuch, alle in der Pflanze beobachteten elektrischen Ströme auf eine einzige Ursache, nämlich auf Wasserströmungen, zurückzuführen. Daß durch Wasserströmung tatsächlich Störungen des elektrischen Gleichgewichtes verursacht werden können, ist von physikalischer Seite einwandsfrei erwiesen. Die oben kurz angeführten Erfolge an der lebenden unverletzten Pflanze, die natürlich das größte Interesse in Anspruch nehmen, wären nach KUNKELS Auffassung nur dadurch bedingt, daß Nerven und Blattfläche in verschiedenem Grade benetzbar sind, und daß beim Ansetzen der feuchten Elektroden an beiden Stellen verschiedenartige Wasserströmungen entstehen sollen. Danach hätte also die beobachtete Elektrizität mit dem Leben der Pflanze gar nichts zu tun, sie müßte sich ebensogut am toten Blatt einstellen.

Die KUNKELSche Anschauung hat nun der Kritik nicht standhalten können, und neuere Untersuchungen, zumal die von O. HAACKE (1892), haben in klarster Weise gezeigt, daß die elektrischen Ströme in der Pflanze ein viel komplizierteres Phänomen sind. Wasserbewegung kann zwar eine Ursache derselben sein, aber sie ist zweifellos weder die einzige, noch auch die wichtigste. Es gelingt nämlich, wie HAACKE zeigte, auch an überall gleichmäßig benetzbaren Blättern von Wasserpflanzen, während sie von einer dünnen Wasserschicht bedeckt sind, einen Strom abzuleiten. Andrerseits läßt sich kein deutlicher Einfluß der sehr lebhaften Wasserbewegungen, die mit der Transpiration verknüpft sind, auf die elektrischen Erscheinungen nachweisen. Dagegen hängen letztere in höchst auffallender Weise mit der Lebenstätigkeit der Pflanze zusammen. So zeigen z. B. getötete Blätter die normalen Ströme nicht. Auch hängt das Auftreten von Elektrizität in augenfälligster Weise von der Atmung ab; mit der Absperrung des Sauerstoffes hören die Ströme sofort auf, bei stark atmenden Pflanzenteilen, z. B. den vorhin besprochenen Arum-Infloreszenzen, sind sie ganz besonders intensiv. Aber nicht nur mit der Atmung, auch mit der Kohlenstoffassimilation sind Veränderungen in der elektrischen Spannung verbunden. Bei chlorophyllfreien Organen ändert eine Verdunklung nichts an dem beobachteten Strom, dagegen nimmt derselbe an chlorophyllführenden Pflanzenteilen sofort mit der Verdunklung, also mit der Sistierung der CO_2-assimilation, ab.[1]) Endlich wäre zu erwähnen, daß bei Pflanzen, die wie Mimosa und Dionaea lebhafte Reizbewegungen ausführen, mit diesen Bewegungen auffallende und gesetzmäßige elektrische Strömungen Hand in Hand gehen (MUNK (1876), BURDON-SANDERSON 1888).

Man wird aus dem Angeführten entnehmen dürfen, daß elektrische Spannungsdifferenzen in der Pflanze überall da auftreten, wo chemische oder physikalische Unterschiede im Verhalten benachbarter Teile zustande kommen. Demnach können ebenso zwischen den Teilen einer Zelle, ja sogar eines Zellorgans, als zwischen einzelnen Zellen oder ganzen Geweben solche Spannungen sich einstellen.

---

[1]) Man vgl. aber hierzu KLEIN (1898).

Da Näheres über die Ursachen der Elektrizität nicht bekannt ist, vor allem aber, weil über eine eventuelle Bedeutung elektrischer Ströme in der Pflanze nicht einmal Vermutungen ausgesprochen werden können, wollen wir uns mit den wenigen Andeutungen begnügen. (Man vgl. Biedermann 1895.)

Unter allen Leistungen der Pflanze tritt, wie schon früher bemerkt, die Produktion mechanischer Energie am meisten hervor, und die durch sie vermittelten Bewegungen sind ungleich genauer studiert, als die elektrischen, thermischen und Lichterscheinungen. Ihnen haben wir den Rest dieser Vorlesungen zu widmen. Zum Teil sind wir mit diesen Bewegungen schon bekannt, denn bei Besprechung der Aufnahme und Verarbeitung der Stoffe in der Pflanze mußte auch deren Bewegung behandelt werden, und so haben wir auch in mehreren Vorlesungen des ersten Teiles der bei der Stoffbewegung in der Pflanze wirksamen Kräfte gedacht. Nunmehr haben wir andere Bewegungen ins Auge zu fassen: die freie Ortsbewegung niederer Pflanzen, die dieser analoge Protoplasmaströmung innerhalb der Zelle und schließlich die zahllosen Bewegungserscheinungen an festgewachsenen Pflanzenteilen. Bei allen diesen Bewegungen muß die Pflanze innere wie äußere Widerstände überwinden; sie hat also Arbeit zu leisten. Auch ohne eine genauere Kenntnis der einzelnen Bewegungsformen können wir schon jetzt summarisch untersuchen, woher die Pflanze die zu ihrer Ausführung nötige Energie hernimmt.

Dabei stoßen wir wieder zunächst auf die chemische Energie, der zweifellos auch bei den Bewegungen eine fundamentale Rolle zukommt. Gewiß ist diese zum Teil eine indirekte, insofern als ohne die chemische bei der Atmung frei werdende Energie überhaupt ein Aufbau der Pflanze, also die Herstellung des Apparates, der die Bewegungen auszuführen hat, unmöglich ist. Aber auch an der direkten Mitwirkung der im Destruktionsstoffwechsel frei werdenden Energie ist nicht zu zweifeln, denn man weiß, daß zahllose Bewegungserscheinungen auf das engste an die Atmung gekettet sind und bei intramolekularer Atmung der gewöhnlichen Pflanzen sofort stillstehen. Mit der Konstatierung dieser Tatsache ist jedoch nur nachgewiesen, daß die Atmung absolut unerläßliche Bedingung für die Bewegung ist, nicht daß sie die Energie für dieselbe liefert (Pfeffer 1892). Haben wir doch auch anderwärts schon genug unerläßliche Faktoren kennen gelernt, die nur als Reize wirken. Freilich wird ja wohl die Mehrzahl der Reize auch eine gewisse Energiemenge in den Organismus bringen; es ist aber für die Reize charakteristisch, daß ihre Energie in gar keiner bestimmten Beziehung zu der Energie des erzielten Effektes steht. Die Energie des Reizanlasses kann sehr viel kleiner oder sehr viel größer sein, als die der ausgelösten Bewegung — die letztere wird eben nicht vom Reiz geliefert, sondern von den Vorräten der Pflanze genommen. So könnte also auch die Atmung eine nur auslösende Wirkung haben, und sie wird sie gewiß in manchen Fällen besitzen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß sie auch häufig eine direkte energetische Bedeutung hat, mit anderen Worten, daß die frei werdende chemische Energie direkt in mechanische Energie umgewandelt wird. Aber zu beweisen ist diese Vermutung nicht. Man beruft sich ja gewöhnlich bei Behandlung der Bedeutung der Atmung auf die Arbeitsleistung durch andere Verbrennungen. Bei diesen, z. B. bei der Verbrennung von Holz oder Kohle in der Dampfmaschine, findet aber zu-

nächst eine Verwandlung der chemischen Energie in Wärme statt, und erst die Wärme leistet Arbeit. In der Pflanze kann aber, wie schon oben auseinandergesetzt wurde, die in der Atmung erzeugte Wärme keine große Rolle spielen, da sie sich nicht durch anderweitig erzeugte Wärme ersetzen läßt. — Aber selbst wenn der exakte Nachweis vorläge, daß die Atmung eine rein energetische Bedeutung haben kann, so wären wir mit dieser Konstatierung noch nicht befriedigt, denn es fehlen uns alle Kenntnisse darüber, wie ihre chemische Energie direkt in mechanische umgewandelt wird.

Unter diesen Umständen gewinnen die anderen Energieformen, die in vielen Fällen als nächste Ursachen von Bewegung erkennbar sind, an Interesse, weil sie viel durchsichtiger, leichter verständlich sind, und es ist das besondere Verdienst W. Pfeffers (1892), auf Kräfte, die in der Pflanze Arbeit leisten, ohne direkt mit der Atmung zusammenzuhängen, nachdrücklichst hingewiesen zu haben. Solche Unabhängigkeit von chemischer Energie findet sich etwa in folgenden Fällen:

1. Bei der Verwandlung von potentieller in kinetische Energie, wie sie beim Ausgleich von Spannungen zutage tritt, denen wir zahlreiche Schleuderbewegungen bei Früchten, Staubgefässen etc. zuzuschreiben haben, und die ihrerseits in ganz verschiedener Weise zustande kommen können, z. B. durch ungleiche Quellung distinkter Wandschichten, durch ungleichen osmotischen Druck benachbarter Zellen etc.

2. In der Wirkung der osmotischen Energie, die nicht nur zu Bewegungen der Nährstoffe, sondern auch zu gewaltigen Druckleistungen und Spannungen in der Pflanze führt. Die osmotische Energie eines Stoffes ist dabei von dessen Leistungen in chemischer Hinsicht höchst unabhängig und kann deshalb in keiner Weise aus seiner Verbrennungswärme abgeleitet werden. Ein von Pfeffer angeführtes Beispiel mag das näher erläutern. Nehmen wir an, der osmotische Druck sei durch Glukose bewirkt, die im Zellsaft gelöst ist, dann haben wir einen Körper, der nicht nur eine hohe osmotische Energie, sondern auch eine bedeutende chemische Energie besitzt. Denken wir uns aber, daß die Glukose vollkommen zu Oxalsäure veratmet wird, so ist mit dieser Oxydation ein Verlust des Zellsaftes an freier chemischer Energie gegeben, während gleichzeitig die osmotische Energie verdreifacht wird. Es können also stark oxydierte Stoffe mit geringem Inhalt an chemischer Energie große Mengen von osmotischer Energie aufweisen.

3. Unabhängig von chemischer Energie sind ferner alle die Vorgänge, die der Leistung von „Oberflächenenergie“ entspringen. Dahin gehören u. a. die Erscheinungen der Quellung und Oberflächenspannung, über deren oft ansehnliche Leistungen in pflanzlichen Bewegungen bald zu berichten sein wird.

4. Auch die „Formenergie“, die uns z. B. bei der Kohäsion der Körper entgegen tritt, wäre hier zu nennen und endlich

5. die Kristallisations- oder Ausscheidungsenergie, die offenbar beim Wachstum der Zellmembran eine wichtige Rolle spielt.

Die mechanischen Leistungen dieser Energieformen lassen sich vielfach direkt messen, und deshalb wurde oben gesagt, sie seien leichter verständlich als die chemische Energie, deren mechanische Leistung uns gänzlich unbekannt ist. Man darf aber nie vergessen,

daß die mechanische Energie trotzdem in der Pflanze eine sehr wichtige Rolle spielen kann, und es ist meistens prinzipiell verfehlt, die beobachteten Bewegungen nur auf die besser bekannten Kräfte zurückzuführen, die anderen aber zu ignorieren.

Der Ueberblick über die Energieformen in der Pflanze zeigt uns vor allem, wie weit wir noch vom Ziele, eine wirkliche Einsicht in den Energiewechsel zu gewinnen, entfernt sind. Das ist übrigens auch gar nicht anders zu erwarten, da ja auch in der anorganischen Welt eine solche lückenlose Einsicht bei weitem nicht erreicht ist. Ein Grund aber, das sei nochmals betont, liegt nicht vor, das Gesetz der Erhaltung der Energie auf dem Gebiete der Organismen zu leugnen.

Im folgenden gehen wir nun zu einer Detailbetrachtung der pflanzlichen Bewegungserscheinungen über.

Literatur zu Vorlesung 31.

Beijerinck. 1890. Mededel. Akad. Amsterdam. Natuurk. II, **7**
Biedermann, W. 1895. Elektrophysiologie. Jena.
Bonnier. 1893. Annal. sc. nat. VII, **18**, 1.
Burdon-Sanderson. 1888. Philos. Transact. **179**, 417.
Cohn. 1893. Ber. D. bot. Gesellsch. **11** (66).
Delpino. 1870. Vgl. Hildebrand. Bot. Ztg. **28**, 590.
Dutrochet. 1840. Annales sc. nat. II, **13**, 5.
Erikson. 1881. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 105.
Garreau. 1851. Annales sc. nat. III, **16**, 250.
Haacke. 1892. Flora **75**, 455.
Klein. 1898. Ber. D. bot. Ges. **16**, 335.
Knoch. 1899. Bibliotheca botanica, Heft 47.
Kraus. 1894/5. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle **16**, 35 u. 257.
Kunkel, A. 1878. Arb. Bot. Institut Würzburg **2**, 1.
Munk. 1876. Archiv f. Anat. u. Phys. 1876, S. 30.
Pfeffer. 1892. Energetik (Abh. kgl. Ges. Leipzig **18**.)
Richards. 1896. Annals of Botany **10**, 531.
Verworn. 1901. Allgem. Physiologie. 3. Aufl. Jena.

Vorlesung 32.

Bewegungen durch Quellung und Schrumpfung sowie durch Kohäsion des Füllwassers.

Dem aufmerksamen Beobachter der Pflanzenwelt treten überall Bewegungserscheinungen entgegen, die aber nicht alle in gleicher Weise das Interesse des Physiologen erwecken. Unsere einheimischen Pflanzen werfen größtenteils im Herbst ihre Blätter, ja sogar einzelne einen Teil ihrer Zweige ab, und diese abgegliederten, dem Untergang geweihten Teile werden durch Wind und Wasser oft auf weite Entfernungen verschleppt. Dieselbe Erscheinung finden wir aber auch bei Früchten und Samen, nur mit dem Unterschied, daß die Verbreitung dieser Organe der Pflanze nützlich ist, und daß sie durch besondere Einrichtungen begünstigt wird, nämlich durch Flugorgane, zur Verbreitung durch Luftströmungen, Schwimmorgane zur Verbreitung durch Wasserströmungen und endlich sogar Hakorgane

zum Transport durch Tiere. Die angedeuteten Bewegungen vollziehen sich aber ohne Aufwand an mechanischer Energie von seiten der Pflanze, rein passiv, und solche passive Bewegungen mögen zwar von biologischen Gesichtspunkten aus äußerst wichtig sein, ins Gebiet der Physiologie gehören sie nicht. Schon mehr physiologisches Interesse können andere passive Bewegungen beanspruchen. So z. B. wenn die Aeste eines Baumes durch ihr eigenes Gewicht abwärts gekrümmt werden, oder wenn umgekehrt die Zweige einer submersen Wasserpflanze durch den Auftrieb nach oben gebogen werden. Auch im Innern der Zelle sehen wir z. B. die Chlorophyllkörner bei Vallisneria durch den Protoplasmastrom in Rotation versetzt, und in anderen Fällen finden wir die Chloroplasten ebenfalls passiv durch das Protoplasma an ganz bestimmte Stellen bewegt. Wenn wir im folgenden uns in erster Linie an die aktiven Bewegungen halten, so werden wir die passiven doch nicht ganz ausschließen können. Schon deshalb nicht, weil zwischen beiden sich gar keine scharfe Grenze ziehen läßt. Betrachten wir etwa die Aufrichtung eines horizontal gelegten Sprosses, so erfolgt diese durch eine bogenförmige Krümmung in einiger Entfernung von der Spitze. Es ist eine Bewegung, die im höchsten Grad als aktiv bezeichnet zu werden verdient, denn die Pflanze leistet hier die Arbeit; aber nur an einer bestimmten Stelle, an der Krümmung selbst wird die Arbeit geleistet, das äußerste Ende des Sprosses wird rein passiv gehoben.

Unter den aktiven Bewegungen wollen wir nun zwei Hauptkategorien unterscheiden: 1. die freie Ortsveränderung des Gesamtorganismus, die nur bei niederen Pflanzen auftritt, und 2. die Bewegungen an der höheren, festgewachsenen Pflanze. Diese stehen sich aber nicht unvermittelt gegenüber, denn in den Zellen der höheren Pflanzen bewegt sich das Protoplasma wesentlich in derselben Weise, wie der Gesamtorganismus bei Amöben oder Myxomyceten sich bewegt, ja es tritt sogar bei bestimmten Zellen aus der umhüllenden Zellwand heraus und durcheilt eine Zeitlang das Wasser gerade so, wie es die Zellen der Flagellaten zeitlebens tun. Auch sonst werden wir auf eine Fülle von Analogien zwischen den beiden aufgestellten Hauptkategorien von Bewegungserscheinungen stoßen, die uns auf das deutlichste zeigen, daß es sich bei dieser Einteilung nicht um die Konstatierung eines prinzipiellen Unterschieds handelt, sondern nur um eine aus didaktischen Gründen nötige Scheidung.

Bewegungen an der festgewachsenen Pflanze haben wir schon bei einer anderen Gelegenheit kennen gelernt. Es liegt in der Tat eine Bewegung vor, wenn die Wurzelspitze, oder die Stammspitze durch Wachstumsprozesse vorwärts getrieben wird. Solche geradlinige Bewegungen hat man aber für gewöhnlich nicht im Sinn, wenn man von den Bewegungserscheinungen der Pflanzen spricht, obwohl sie selbstverständlich nicht von ihnen ausgeschlossen werden können. Man denkt zunächst an die Krümmungen, also den Uebergang eines geraden Organs in ein gekrümmtes oder die Veränderung der Krümmung, wenn das Organ ursprünglich nicht gerade war. Diese Krümmungen wollen wir nun nach ihrer Form und nach ihrer Ursache kennen lernen. Wir beginnen mit den Bewegungen, die an reifenden Früchten oder überhaupt an austrocknenden Pflanzenteilen auftreten und ihre Ursache in dem Wasserverlust der Zellmembranen haben, den sogenannten hygroskopischen Bewegungen. Die Gestaltsveränderungen, die dabei

ein Organ erfährt, können wir auf drei Grundformen zurückführen: wir sprechen von einer Krümmung schlechthin, wenn ein ursprünglich gerades Organ sich so biegt, daß seine Achse in einer Ebene bleibt, von einer Drehung, wenn die Achse des Organs ihre Richtung beibehält, während ursprünglich gerade Seitenlinien zu Schrauben werden und endlich von Windung, wenn das ganze Gebilde sich im Raume nach Art einer Schraube deformiert. Unsere Figur 119 stellt diese Bewegungsformen für ein vierkantiges Prisma, also etwa einen Stengel, dar.

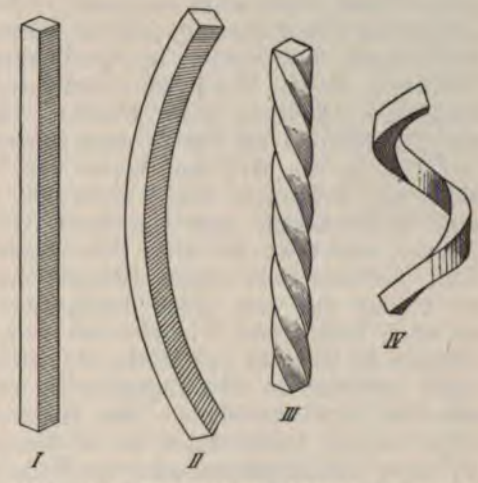


Fig. 119. Vierkantiges Prisma. *I* gerade, *II* gekrümmt, *III* gedreht, *IV* gewunden.

Daß die Ursache der Deformation bei solchen Organen in dem Wasserverlust beim Austrocknen liegt, geht daraus hervor, daß sie durch Befeuchtung wieder ihre ursprüngliche Gestalt annehmen, und daß sich durch Wasserzusatz bezw. Wasserentziehung die Bewegung im einen oder im anderen Sinn beliebig oft wiederholen läßt. Die Fähigkeit, Wasser aufzunehmen ist aber eine im Pflanzenreich weitverbreitete, sie kann entweder auf dem osmotischen Vermögen des Zellsaftes oder auf der Quellungsfähigkeit der Zellbestandteile beruhen. Die hygroskopischen Bewegungen nun kommen durch Quellung zustande, und zwar durch Quellung der Membran, denn sie treten auch dann auf, wenn der betreffende Pflanzenteil nur noch Zellmembranen aufweist. Auf die Erscheinung der Quellung sind wir nun schon des öfteren gestoßen, hier ist aber der Ort, uns etwas näher mit ihr zu beschäftigen.

Wir fragen also zunächst, worin liegt das Wesen der Quellung? Quellungsfähige Körper vermögen eine Flüssigkeit in sich aufzunehmen und dadurch ihr Volum zu vergrößern; es kommt noch als wesentlich hinzu, daß diese Flüssigkeitseinlagerung eine begrenzte ist, und daß sie zumeist eine Veränderung der Konsistenz des quellenden Körpers herbeiführt. Für die pflanzlichen Organe kommt als Quellungsflüssigkeit nur das Wasser in Betracht, das aber auch andere, nicht in der Pflanze vorkommende Körper aufquellen macht. Nehmen wir z. B. ein Stück Gelatine oder Leim, bestimmen sein Gewicht und legen es in Wasser von Zimmertemperatur, so sehen wir die Wasseraufnahme alsbald an der Volumzunahme, und mit Hilfe der Wage stellen wir fest, daß diese Wasseraufnahme nach einiger Zeit sich verlangsamt und schließlich ganz zum Stillstand gelangt. Erwärmen wir aber jetzt das Wasser, so wird mehr aufgenommen, es hängt also die Wasserkapazität der Gelatine von der Temperatur ab. Bei einer gewissen Temperatur wird endlich die Wasseraufnahme eine unbegrenzte, oder wie man gewöhnlich zu sagen pflegt: die

Gelatine löst sich jetzt im Wasser. Dasselbe tritt bei Gummi arabicum schon bei gewöhnlicher Temperatur ein, indem die Wassereinlagerung, die anfangs äußerlich einer Quellung gleicht, hier unbegrenzt weiter geht. Wir sehen hieraus, daß Quellung successive in Lösung übergehen kann, doch wäre es ganz verkehrt, zu glauben, daß es eine allgemeine Eigenschaft quellender Körper sei, sich schließlich bei einer bestimmten Temperatur im Quellungsmittel zu lösen. Speziell die Zellwand, die uns hier ja zunächst interessiert, bleibt auch im Zustand maximaler Quellung fest. Darum wollen wir auf die Veränderung, die die Gelatine bei der Lösung erfährt, hier nicht eingehen.

Um in die Art und Weise der Wassereinlagerung nähere Einsicht zu gewinnen, vergleichen wir nun einen quellbaren Körper, eine Zellmembran oder ein Stück Gelatine, mit einem feinporösen Körper, also etwa mit einer Platte aus gegossenem und dann an der Luft getrocknetem Gips. Bringen wir diese Gipsplatte in Wasser, so nimmt sie eine ganz bestimmte Menge davon auf und hält es auch fest, wenn wir sie aus dem Wasser herausziehen. Dieses Wasser ist aber in präexistierende Hohlräume eingedrungen, wie das ohne weiteres an den Luftbläschen zu sehen ist, die unter Wasser aus dem Gips aufsteigen. Das Wasser dringt einfach kapillar in den Gips ein und treibt dabei die in diesem enthaltene Luft vor sich her. In einer Zellmembran oder in Gelatine sind kapillare, lufterfüllte Spalten mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht nachzuweisen, und es spricht außerdem die Durchsichtigkeit dieser Objekte entschieden gegen die Existenz solcher Hohlräume. Sollten sie dennoch vorhanden sein, so läge doch in einem anderen Umstand ein prinzipieller Unterschied zwischen dem feinporösen und dem quellbaren Körper. Der Gips zeigt bei der Wasseraufnahme keine Volumvergrößerung wie ein quellender Körper; selbst wenn also im letzteren das Wasser in vorgebildete Hohlräume einströmt, so müßten diese durch das Wasser erweitert werden, die kleinsten Teilchen des Körpers müssen sich voneinander entfernen, was bei einem festen, nicht quellbaren Körper offenbar nicht der Fall ist. Im Gegenteil, es kann sogar durch kapillares Eindringen von Wasser eine Verkleinerung bei nicht quellbaren Körpern eintreten, wie das Askenasy (1900) an einem Satz von Deckgläschen beobachtet hat. — Quellbare Körper müssen also eine bestimmte Molekularstruktur haben, die der direkten Beobachtung unzugänglich ist und nur hypothetisch erschlossen werden kann.

Unter den Hypothesen der Molekularstruktur ist die Nägelische, speziell mit Rücksicht auf das Quellungsvermögen entworfene zweifellos diejenige, die den nachhaltigsten Einfluß auf botanischem Gebiete gehabt hat, und die auch heute noch eine gewisse Bedeutung beanspruchen kann. Da indes wesentliche Teile von ihr als widerlegt zu betrachten sind, so dürfte es unseren Zwecken am besten entsprechen, wenn wir nur so viel von ihr hier mitteilen, als wir nötig haben. Nägeli (1858) denkt sich den quellbaren Körper aus kleinsten Teilchen zusammengesetzt, die größer als die Moleküle sein sollen, und die er Micellen nennt. Da die Gründe für die Annahme von Micellen nicht mehr ganz stichhaltig sind, wollen wir auf diesen Begriff keinen Nachdruck legen. Die Micellen liegen nun im trockenen Körper dicht aneinander, ohne lufterfüllte Räume zwischeneinander zu lassen; sie müssen also polyedrische Gestalt haben. Der Zusammenhang des Ganzen wird durch die gegenseitige Anziehung der Micellen

hergestellt. Da aber außerdem eine Anziehungskraft für Wasser besteht, so sucht sich jedes Micell mit einer Wasserhülle zu umgeben. Das ist aber nur möglich, wenn die Anziehungskraft zum Wasser die Anziehung zwischen den Nachbarmicellen überwindet. Diese rücken also bei Wasserzusatz auseinander, und so erklärt sich ohne weiteres die Volumzunahme des quellenden Körpers. Soll diese aber eine begrenzte sein, so muß bei weiterem Eindringen von Wasser der Widerstand, den die Entfernung der Micelle verursacht, rapid wachsen. Nägeli macht die Annahme, die Anziehungskraft zwischen Substanz und Wasser nehme in einem schnelleren Verhältnis ab, als die Anziehungskraft zwischen den Micellen, die erstere sei also einer höheren Potenz der Entfernung umgekehrt proportional als die letztere. Dann wird aber auch nicht alles im gequollenen Körper enthaltene Wasser gleich fest gehalten werden. Am festesten gebunden sind die der Oberfläche des Micells benachbarten Teile, mit der Entfernung von dieser nimmt die Beweglichkeit des Wassers zu, und es ist sehr wahrscheinlich, daß gar nicht alles imbibierte Wasser innerhalb der Anziehungssphäre der Micellen liegt; es kann auch kapillar in kleinen Hohlräumen festgehalten werden, die beim Quellen entstehen. Tatsächlich haben Reinkes (1879) Versuche bei Laminaria sehr deutlich die verschieden feste Bindung des Quellwassers gezeigt.[1]) Ließ er ein Stück Laminarialaub, das 1,026 g Wasser aufgenommen hatte, an der Luft eintrocknen, so verdunsteten in successiven Stunden folgende Mengen in mg: 148 115 105 91 74 84 68 57 51 51 und später noch weniger. Ebenso konnte aus einem voll aufgequollenen Laminarienstück bei großem Wassergehalt schon durch ganz geringe Drucke Wasser ausgepreßt werden, während bei geringem Wassergehalt große Drucke dazu nötig waren. Wenn z. B. die Laminaria zu 75 % aus Wasser und 25 % fester Substanz bestand, konnte durch einen Druck von zwei Atmosphären Wasser abgepreßt werden, bei einem Gehalt von 43 % Wasser und 57 % fester Substanz aber waren zum gleichen Zweck 40 Atmosphären nötig. Entsprechend kann man durch starken Druck die Quellung verhindern; es wird also bei der Quellung Arbeit geleistet, die recht beträchtlich ist. So zeigte Rodewald (1895), daß es eines Druckes von 25—32 Atmosphären bedarf, um trockene Stärke am Aufquellen zu verhindern, und bekannt ist, daß man durch quellende Körper bedeutende mechanische Leistungen erzielen, daß man z. B. durch quellendes Holz Steine sprengen, durch quellende Erbsen Schädel in die einzelnen Knochen zerlegen kann. Unter diesen Umständen begreift man, daß lufttrockene quellbare Körper immer noch nennenswerte Mengen von Wasser festhalten, und daß sie außerdem auch aus feuchter Luft Wasserdampf zu kondensieren vermögen.

Hand in Hand mit der Wasseraufnahme geht nun eine beträchtliche Veränderung der mechanischen Eigenschaften des quellenden Körpers. War die trockene Substanz spröde und wenig dehnbar, so wird sie im aufgequollenen Zustand geschmeidig und dehnbar, jedoch nimmt ihre Elastizität und ihre Festigkeit (gegen Biegung und Druck) sehr bedeutend ab. Es ist aber sehr bemerkenswert, welch große Wassermengen in einen Körper eingelagert werden können, ohne daß er seine Festigkeit ganz verliert, ohne daß er zur Flüssigkeit wird.

---

[1]) In diesen Versuchen dürften freilich auch größere Hohlräume mit kapillarer Wasserfüllung, nämlich die Zelllumina eine Rolle spielen!

Nach Nägeli enthält die gallertige Zellmembran gewisser niederer Algen auf 100 Teile Wasser nur $^1/_2$ Teil Trockensubstanz; damit ist aber noch lange nicht die äußerste Grenze erreicht, denn nach van Gerichten (1876) hört bei Apiin, einem Glykosid der Petersilie, die Fähigkeit eine Gallerte zu bilden erst auf, wenn man 1 Teil dieser Substanz in mehr als 8000 Teilen Wasser löst. Wie aber bei so gewaltiger Entfernung der einzelnen Moleküle voneinander, die schon bei den genannten Algenmembranen den Durchmesser der Moleküle um ein vielfaches übertreffen muß, noch die Eigenschaften eines festen Körpers gewahrt werden können, ist nicht leicht verständlich und drängt unwillkürlich zur Annahme einer anderen Struktur, als wir sie bisher voraussetzten. Wir suchen eine Struktur, die bei großer Wassereinlagerung doch immer noch genügende Festigkeit bewahrt. Eine solche hätten wir z. B., wenn wir uns die quellbare Substanz von Poren durchsetzt vorstellen, so daß sie aus kleinen Partikelchen bestände, die nach allen Richtungen des Raumes in der Art miteinander verbunden sind, wie die Maschen eines Netzes in der Ebene, oder noch besser, wenn wir uns die Waben eines Seifenschaumes vergegenwärtigen und die Wabenwände aus der quellbaren Substanz gebildet, den Wabeninhalt von Wasser eingenommen denken. Solche Waben hat Bütschli (1892—1900) in weiter Verbreitung in allen quellbaren Körpern, so auch in Zellmembranen und im Protoplasma, nachgewiesen. Er legt Wert darauf, daß der Durchmesser der Waben überall von ähnlichen Dimensionen ist und ungefähr 1 μ beträgt. Gerade im Protoplasma dürften aber diese kleinsten sichtbaren Waben durch alle Uebergänge mit den größeren Vakuolen verbunden sein. Als Inhalt der Waben nimmt Bütschli eine verdünnte Lösung des quellenden Körpers an, die sich beim Wasserverlust konzentriert und so osmotisch wirkt. Die Spannung der Wabenwände wäre also eine Spannung durch osmotischen Druck. Neben anderen Schwierigkeiten dürfte dieser Annahme, speziell bei der Zellmembran, der Umstand entgegenstehen, daß von einer Lösung von Cellulose in Wasser gar nicht die Rede sein kann. Bütschli ist aber auch nicht der Ansicht, daß die Wabenwände bei der Quellung nur durch den Druck des Wabeninhaltes gestreckt werden, er hat vielmehr ausdrücklich erklärt, daß auch in die Wabenwände selbst Wasser aufgenommen werde, wodurch sich eben quellbare Körper von nicht quellbaren unterscheiden; denn es ist zu betonen, daß auch nicht quellbare Körper Wabenstruktur besitzen können. Die Wasseraufnahme in die Wabenwände aber denkt sich Bütschli als einen chemischen Prozeß, als eine Hydratbildung, und er vermutet, daß dieses Wasser durch Druck nicht ausgepreßt werden kann, daß also in Reinkes oben angeführten Versuchen nur Wasser aus den Waben selbst, sowie aus den größeren Hohlräumen des Objektes ausfloß. Man könnte aber sehr wohl die Nägelische physikalische Vorstellung der Wasseraufnahme auf die Wabenwände übertragen und so die Nägelische mit der Bütschlischen Theorie kombinieren. Dabei ist noch darauf aufmerksam zu machen, daß (wie oben S. 503 schon angedeutet) die Existenz intermicellarer Hohlräume, die den Bütschlischen Waben entsprechen, auch schon von Nägeli diskutiert worden war (Nägeli 1858, 342).

Wie nun auch die Entscheidung in dieser Beziehung fallen wird, jedenfalls müssen sich die Wabenwände bei der Quellung vergrößern, und der Wabenraum muß mehr Wasser fassen können, Wasser, das

das nicht im Bereich der Attraktionskraft der Micellen steht. Sehr wichtig ist dann die Beobachtung Bütschlis, daß beim Austrocknen eines gequollenen Körpers die Wabenwände einsinken und sich einander bis zum Verschwinden des Lumens nähern. Ein volles Verständnis für das Verschwinden der Waben beim Trocknen und ebenso für ihr Wiedererscheinen beim Wasserzutritt können wir aber erst später gewinnen, wenn wir von den Erscheinungen der Kohäsion gesprochen haben (S. 515).

Die Volumveränderung, die mit der Quellung bezw. mit dem entgegengesetzten Vorgang, der Schrumpfung, verbunden sind, geben nun den quellbaren Körpern die Fähigkeit, Bewegungen auszuführen, und mit der Betrachtung dieser kehren wir zu den hygroskopischen Bewegungen zurück, von denen wir ausgingen. Wenn freilich die Quellbarkeit eines Körpers nach allen Richtungen hin gleich ist, dann wird er selbst oder seine Teile nur geradlinige Bewegungen ausführen können, die uns nicht weiter interessieren. Die Krümmungen, Windungen und Drehungen der hygroskopischen Organe aber können offenbar nur dann zustande kommen, wenn die Quellbarkeit nach verschiedenen Richtungen eine verschiedene ist, wenn Schichten stärkerer Quellbarkeit mit solchen schwächerer Quellbarkeit in Antagonismus treten. Wir nennen die beim Austrocknen am meisten schrumpfende Schicht die „Kontraktionsschicht“ oder „dynamische Schicht“, die am schwächsten sich verkürzende dagegen „die Widerlage“. Verschiedene Quellbarkeit aber kann einmal durch verschiedene Beschaffenheit des quellenden Körpers, also in unserem Fall der Zellmembran, bedingt sein, wobei man im allgemeinen an chemische Differenzen denken wird, während Nägeli auch physikalische, speziell verschiedene Größe der Micellen, annahm. Andrerseits kann aber auch durch den Bau der Membran eine differente Quellbarkeit nach verschiedenen Richtungen ermöglicht sein. Sowohl die reine Nägelische Micellartheorie wie die Bütschlische Wabentheorie können eine Erklärung für solche ungleiche Quellung geben. Wir wollen uns an die tatsächlichen Beobachtungen halten, ohne auf ihre Theorie einzugehen, und diese ergeben ganz allgemein, daß eine nicht isodiametrische Zelle nach ihren drei Hauptrichtungen ungleich quellbar ist. Es zeigt sich nämlich die größte Quellbarkeit in einer langgestreckten Zelle in radialer Richtung, also senkrecht zu den einzelnen konzentrischen Schichten, aus denen die Wand aufgebaut ist; geringer ist die Quellbarkeit in tangential querer Richtung; am geringsten in der Längsrichtung. Entsprechend ist natürlich das Verhalten beim Schrumpfen: denken wir uns um einen Punkt im Innern der gequollenen Zellwand eine Kugelfläche gelegt, so geht diese beim Austrocknen in ein Ellipsoid, „Schrumpfungsellipsoid“, über, dessen kürzeste Achse senkrecht zur Schichtung fällt, während die beiden anderen in einer tangentialen Richtung zu liegen kommen. Es muß aber nicht notwendig, wie oben gesagt, die längste Achse mit der Längsrichtung der Zelle zusammenfallen, sie kann auch schief oder quer verlaufen. Es wäre oft sehr schwierig, die Lage der Schrumpfungsachsen direkt durch Messung beim Austrocknen zu eruieren, und deshalb ist es von Wichtigkeit, zu wissen, daß es auch indirekte Methoden zu ihrer Bestimmung gibt. Einmal ist hier zu nennen die polariskopische Untersuchung, die zur Feststellung des optischen Elastizitätsellipsoids führt; die Erfahrung lehrt, daß dieses fast immer mit dem Schrumpfungsellipsoid der Lage der Achsen nach

vollkommen übereinstimmt. Zweitens ist die Richtung der Verdickungsleisten, der Streifen und der Tüpfel zu beachten, denn diese Richtung stimmt mit der Lage der längsten Achse des Ellipsoids überein, in dieser Richtung also tritt die geringste Kontraktion beim Austrocknen ein. Die Lage der längsten Achse kann aber in einer Zelle an verschiedenen Wänden verschieden sein, sie kann z. B. in der Außenwand längs, in der Innenwand quer sein, ja sogar in successiven Schichten derselben Wand kann sie sich ändern.

Es wird sich nun für uns nicht darum handeln, die hygoroskopischen Bewegungen generell und eingehend darzulegen; das hätte auch seine Schwierigkeiten, da nicht alle Autoren in der Deutung der komplizierteren Fälle vollkommen übereinstimmen. Es sollen also hier nur einige Beispiele gegeben werden, die zur Illustration der wichtigsten Typen dienen können (ältere Literatur: Kraus 1866, Hildebrand 1873). Wir beginnen mit einfachen Krümmungen, wie sie uns z. B. bei Anastatica hierochuntica, der Jerichorose entgegentreten, einer niedrigen Crucifere der Steppen der südöstlichen Mittelmeerländer. Bei der Fruchtreife trocknen die zahlreichen, sparrig abstehenden Zweige ein und verkürzen sich dabei auf der Oberseite sehr viel mehr als auf der Unterseite; sie krümmen sich also sämtlich nach innen und verwandeln die Pflanze in ein kugliges Gebilde. Beim Befeuchten strecken sie sich wieder, und dieses Spiel läßt sich beliebig oft wiederholen. Parallel mit den Zweigbewegungen gehen die der Früchtchen, die wir nicht näher verfolgen. Es ist nun leicht nachzuweisen, daß nur der Holzkörper die Krümmung bewirkt und eine anatomische Untersuchung des Zweiges zeigt (Volkens 1884), daß dieser überwiegend aus Holzfasern besteht, aber exzentrisch gebaut ist; auf der mehr entwickelten Unterseite (Konvexseite) sind diese Fasern sehr viel stärker verholzt als auf der schwächer verdickten Oberseite. Die stark verholzten Fasern aber sind viel weniger quellbar als die schwach verholzten, und deshalb verkürzt sich die Oberseite des Zweiges beim Eintrocknen bedeutend stärker als die Unterseite. Die Einkrümmung ist also hier durch Differenzen in der Quellbarkeit der antagonistischen Gewebemassen bedingt. Auf ähnliche Weise kommt (Steinbrinck 1878) bei Geranium die nach außen konkave Einkrümmung der fünf Fruchtgrannen zustande, die sich nach einer gewissen Austrocknung mit einem Ruck von der Mittelsäule loslösen und dabei die Samen ausschleudern.

Die Eröffnung zahlreicher trockener Kapseln erfolgt nun im Prinzip in ähnlicher Weise. Ein Teil der Fruchtwand sucht sich nach außen umzukrümmen, und die Spannungen führen schließlich zu einem Riß an den Orten des geringsten Widerstandes, an Stellen, die häufig durch ganz bestimmte anatomische Struktur als Trennungslinien ausgebildet sind. Die Ursache der Spannungen liegt aber zumeist nicht in der verschiedenen Quellungsintensität der antagonistischen Zonen, sondern in der Lagerung der Zellen, bezw. in dem Verlauf der Schichtung oder in der Richtung der Streifung der Zellwand.

Wir wollen diese verschiedenen Möglichkeiten durch einige Beispiele illustrieren:

1. Ursache der Schrumpfungsdifferenz ist die Anordnung der Zellen.

Bei Syringa findet sich in der Wand der Kapselklappen eine Hartschicht, die allein die Krümmung bewirkt, und die aus sechs Reihen langgestreckter, derbwandiger Zellen besteht, von denen die innersten längs, die äußersten schräg und quer gelagert sind. Wenn nun auch diese Zellen überall gleich geartet sind, d. h. in bezug auf ihre Quellbarkeit keine Unterschiede aufweisen, so muß doch schon durch ihre Lagerung eine Austrocknungskrümmung zustande kommen. Es verkürzen sich ja die Zellen in ihrer Längsrichtung weniger als in bezug auf den Querdurchmesser; es muß sich also die Außenseite der Klappe der Länge nach mehr kontrahieren als die Innenseite; die Klappe wird also nach außen konkav. Es ist aber nicht nötig, daß beide Antagonisten wie bei Syringa längsgestreckt und unter 90° gekreuzt sind, es genügt, wenn eine Zellschicht aus Fasern besteht, während ihr Widerpart aus isodiametrischen Zellen aufgebaut ist. So finden wir z. B. in der Fruchtwand von Veronica die Epidermiszellen der Innenseite als derbe Fasern ausgebildet, und ihnen wirkt ein weiter außen gelegenes, allseits gleichmäßig schrumpfendes Parenchym entgegen (Steinbrinck 1878). Die Kontraktionsdifferenz zwischen diesem und der Innenepidermis ist aber in der Längsrichtung der Elemente dieser letzteren am größten, es muß also eine Krümmung nach außen, senkrecht zur Richtung dieser Elemente eintreten.

2. Die Ursache der Schrumpfungsdifferenz liegt in der Schichtung der Zellwand.

Als Beispiel führen wir die Kapselzähne von Linaria an (Steinbrinck 1891). Unsere Fig. 120, *1* zeigt ein Stück eines medianen Längsschnitts durch die allein für die Krümmung in Betracht kommenden Teile dieser Zähne, d. h. durch die Innenepidermis und die anstoßende Hartschicht. Die Zellen, die hier dargestellt sind, erscheinen zwar keineswegs isodiametrisch, trotzdem kommt aber nicht der Lagerung der Zellen, sondern der Schichtung ihrer Zellmembran die maßgebende Rolle bei der Krümmung zu. Die beiden Zellenlagen unterscheiden sich sehr wesentlich in dem Verlauf der Membranschichten. In der Innenepidermis verlaufen dieselben fast durchweg parallel der Längsrichtung des Kapselzahnes, ebenso an der Innenwand der Hartschicht; im übrigen Teil der letzteren könnte man nach dem allgemeinen Habitus der einseitigen Verdickung einen ähnlichen Verlauf vermuten, d. h. die Verdickungsschichten könnten alle parallel der Außenwand dieser Zellen gelagert sein, wie in Fig. 120, *2*; tatsächlich aber sind die Schichten, wie ein Blick auf die Fig. 120, *1* zeigt, alle parallel den Horizontalwänden gelagert. Wenn nun, wie früher auseinandergesetzt, senkrecht zur Schichtung die maximale Kontraktion stattfindet, so muß der größte Teil der Hartschicht sich in der Längsrichtung der Kapsel viel bedeutender verkürzen als die Innenepidermis und die Hartschichtinnenwand. Messungen an den isolierten Schichten

Fig. 120. *1* Längsschnitt durch einen Kapselzahn von Linaria vulgaris. *i* Innenepidermis, *h* Hartschicht. Vergr. ca. 300. — *II* Außenepidermiszelle von Dianthus prolifer im Querschnitt. Vergr. ca. 150. Nach Steinbrinck, 1891.

ergaben in der Tat an ersteren 10 Proz., an letzteren keine meßbare Verkürzung.

3. Die Ursache der Schrumpfungsdifferenz liegt in der Streifung der Zellwand.

Wir können das letzte Beispiel kurz dahin charakterisieren, daß bei ihm der Unterschied zwischen der kürzesten Achse und einer längeren Achse des Schrumpfungsellipsoids ausgenutzt wird. Im Gegensatz dazu stehen nun die Fälle, in denen die Differenz zwischen der längsten und der mittleren Achse zur Geltung kommt, die Fälle, bei denen die Krümmung sich auf die Streifung der Membranen zurückführen läßt. a) Die Kapseln von Campanula (Steinbrinck 1895) öffnen sich in ähnlicher Weise durch Klappen wie die von Linaria. Der Bau und Mechanismus derselben ist aber bei beiden Pflanzen wesentlich verschieden. Bei Campanula fehlt das Sklerenchym, die Krümmung wird durch Parenchym bewerkstelligt und kommt z. T. schon durch die Gestalt der Zellen zustande; die äußeren Parenchymschichten sind nämlich kurz, nach innen nimmt die Länge zu, die innersten sind die längsten. Nach den früheren Auseinandersetzungen muß schon hierdurch eine Krümmung der Klappe konkav nach außen gesichert sein. Es kommt aber noch als zweites Moment die Streifung der Zellmembran hinzu, die in der Lage der Tüpfel ihren Ausdruck findet: die äußeren Zellen haben quergelagerte Tüpfel, und in den folgenden Schichten gehen die Tüpfel durch die linksschiefe Lage in die Längsrichtung über. Da nun, wie wir gesehen haben, die Längsachse des Schrumpfungsellipsoids in die Richtung der Tüpfelstreckung zu liegen kommt, so wird in den dynamischen Außenzellen die mittlere Schrumpfungsachse ausgenützt, und sie arbeitet gegen die größte Achse in den inneren Zellen, der Widerlage. — b) Ein Wechsel in der Streifung kann aber auch in der einzelnen Zelle sich vollziehen, und wir haben z. B. bei Saponaria den Fall, daß bei der Kapselöffnung der Hauptsache nach nur die Außenepidermis in Betracht kommt, deren stark verdickte Außenwand die Kontraktionsschicht bildet, während Radialwände und Innenwand als Widerlage fungieren. Nun sind freilich nicht, wie man erwarten könnte, auf der Außenwand Querporen, auf der Innenwand Längsporen, sondern der Unterschied zwischen beiden ist ein anderer. Nach Steinbrinck (1891) ist die Innenwand mit zahlreichen scharf markierten, schmalelliptischen Querporen besetzt; auf der Außenwand dagegen werden die Tüpfel verschwommener, weniger zahlreich und länger gestreckt, und gehen schließlich, an der Stelle maximaler Krümmung, in dunkle, schmale Streifen über, die von einer Radialwand quer bis zur anderen laufen und mit hellen Streifen abwechseln. Es ist leicht einzusehen, wie bei dieser Konstruktion die nötige Kontraktionsdifferenz zwischen Außen- und Innenwand zustande kommt; die Innenwand mit den kurzen Querporen schrumpft eben viel weniger als die Außenwand. Erwähnt sei noch, daß Steinbrinck (1891) das eben besprochene Prinzip bei Dianthus prolifer im äußersten Extrem auffand; hier wirken die äußersten Schichten der Epidermisaußenwand dynamisch, die innersten Schichten derselben Wand als Widerlage, es liegen also die Antagonisten in ein und derselben Zellwand. — Die Art unserer Darstellung könnte den Gedanken erwecken, als ob in jedem Einzelfalle einer hygroskopischen Krümmung immer nur

eines der drei Prinzipien (qualitative Differenzen in der Quellungsfähigkeit der Membran, Differenzen in der Schichtung, Differenzen in der Streifung) zur Verwendung käme. Das ist aber nicht der Fall, vielmehr werden in der Regel Kombinationen dieser Möglichkeiten in der Natur eintreten, nur im Interesse der Kürze haben wir es vermieden, auf diese in jedem Einzelfall hinzuweisen.

Wir wenden uns jetzt von den Krümmungen in einer Ebene zu den komplizierteren Erscheinnungen des Windens und Tordierens (man vgl. hierzu NÄGELI und SCHWENDENER 1877). Auch hier sind wieder dieselben Bauprinzipien möglich, doch müssen wir es uns versagen, sie mit gleicher Ausführlichkeit zu verfolgen, wie wir es bei den einfachen Krümmungen taten. Sehr auffallende Windungen treffen wir an den beiden Klappen, in die sich die Hülse der Papilionaceen bei der Reife zu zerspalten pflegt. Den Habitus der Windungen zeigt Fig. 121; die Innenwand der Fruchtschale kommt bei der Windung nach innen zu liegen. Die anatomische Untersuchung zeigt, daß der inneren Epidermis eine Hartschicht anliegt, die allein die Windungen herbeiführt (ZIMMERMANN 1881, S. 25). Ihre Zellen sind samt und sonders längsgestreckt, aber die innersten sind stark kontraktionsfähig (15 Proz.), die äußersten gar nicht. Anatomische Unterschiede zwischen diesen Fasern hat man zwar finden können, wahrscheinlich sind aber nicht diese, sondern die noch nicht aufgedeckten chemischen Differenzen für das verschiedene Verhalten maßgebend. Lägen diese Fasern nun parallel zu der Längsstreckung der Hülse, so würden sich beide Klappen einfach konkav nach innen einkrümmen müssen; tatsächlich aber bilden die Fasern einen spitzen Winkel mit der Längsachse der Hülse und so kommt es, daß die Krümmung, die zur Faserrichtung quer ist, schief zur Hülsenachse verläuft. Denkt man sich ein langes schmales Stück Papier in den punktierten schiefen Linien der Fig. 122 gefaltet, so tritt es in Form einer Schraube aus der Ebene in den Raum heraus. Wenn auch nach den Untersuchungen von ZIMMERMANN feststeht, daß die Hartschicht der Leguminosen allein ausreicht, um die Hülse zu krümmen, so kann doch die Außenepidermis, wie STEINBRINCK betonte (1873, S. 17), unterstützend mitwirken. Die Epidermiszellen sind nämlich längsgestreckt und zugleich mit den Faserzellen gekreuzt, wodurch, wie wir wissen, eine Kontraktionsdifferenz zwischen beiden auftreten muß. Im Hinblick auf das Folgende ist es für uns wichtig, zu betonen, daß Windungen aus dem Gegenspiel zwischen Epidermis und Fasern auch dann resultieren müßten, wenn innerhalb der Fasergruppe die von ZIMMERMANN aufgefundene Differenz nicht bestände, wenn also alle Fasern sich ganz gleich verhielten.

Fig. 121. Hülse von Orobus vernus. Nach KERNER, Pflanzenleben 2, 773.

Fig. 122.

Interessanter sind die Schraubenwindungen an den unteren Teilen der Grannen von Erodium (Fig. 123, *A*), denn hier erfolgt die Windung

schief zu der Längsrichtung der Fasern, aus denen sich die Granne zusammensetzt, wenn wir von Epidermis und Parenchym absehen, die bei der hygroskopischen Bewegung ganz unwirksam sind. Die derbwandigen Fasern bilden von außen nach innen vier Zonen, die allmählich ineinander übergehen (Steinbrinck 1895):

Zone I: Querporige Fasern, die sich in isoliertem Zustand beim Austrocknen nur mäßig nach außen krümmen.

Zone II: Fasern, die auf der Außenwand quere oder schwach nach rechts aufsteigende, auf der Innenwand steilere, links aufsteigende Poren tragen. Die ganze Zone, wie auch jede einzelne Zelle derselben, windet, nach Loslösung von den übrigen Teilen, beim Austrocknen in gleichem Sinne wie die ganze Granne.

Zone III: Längsporige Fasern, die beim Austrocknen gestreckt bleiben.

Zone IV: Steil rechtsschraubige Fasern. Die ganze Zone windet in isoliertem Zustand bei Wasserverlust rechts, also umgekehrt wie die ganze Granne.

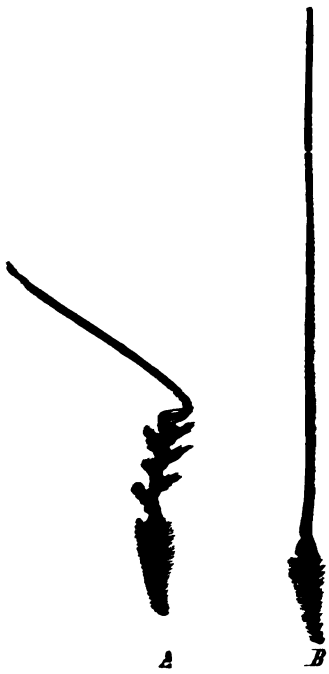


Fig. 123. Teilfrüchte von Erodium. *A* in trockenem Zustande, *B* in feuchtem Zustande, gerade gestreckt. Aus „Bonner Lehrbuch".

Es ist demnach klar, daß die Zone II allein oder im Antagonismus mit den anderen Zonen die Windung der Granne verursachen muß. In ihr aber zeigt schon jede einzelne Zelle das Bestreben, zu winden. Eine Erklärung dafür zu finden, wird uns nicht schwer fallen, wenn wir die einzelne Faser dieser Zone mit den Hülsen der Papilionaceen vergleichen. Die queren oder schwach rechts ansteigenden Poren der Außenwand der Zellen zeigen uns die lange Achse des Schrumpfungsellipsoids an; sie stimmt mit der durch die Lagerung der Epidermiszellen der Hülse gegebenen überein. Auf der Innenwand dagegen ist gerade wie bei der Hülse diese Achse mit der äußeren ungefähr gekreuzt. — Daß aber bei gegebenem Windebestreben der Einzelzellen auch die ganze Zone II windet, ist leicht verständlich, ebenso, daß die Zonen I und III diese Windung nur verstärken können. Tatsächlich beobachtet man denn auch, daß Zone II in Verbindung mit I oder mit III oder mit beiden windet; tritt endlich noch Zone IV hinzu, so wird deren entgegengesetzes Windebestreben überwunden.

Die letztgenannte Zone windet übrigens aus anderen Gründen, als die bisher betrachteten Zonen. In Zone I—III handelt es sich um einen Antagonismus zwischen „gekreuzten ebenen Platten", d. h. zwischen ebenen Schichten, deren Schrumpfungsachsen gekreuzt sind (Steinbrinck 1888). Diese Platten können verschieden verteilt sein: a) Sie nehmen Vorder- und Hinterwand einer Zelle ein (Zone II); b) sie sind in verschiedenen Zellen angebracht; c) beide Lagerungen

sind vereinigt. Unter allen Umständen haben hier aber die Radialwände der Zellen quergestellte Poren; sie spielen keine Rolle bei der Windung. Bei der Zone IV von Erodium finden wir aber die Poren in einer kontinuierlichen rechtsläufigen Schraubenlinie, die von der Vorderwand über die Seitenwand nach der Rückenwand etc. verlaufen. Hier handelt es sich also nicht um zwei gekreuzte Platten, sondern um ringsum schraubig gebaute Elemente. Ist die Wand solcher Elemente gleichmäßig quellbar, so müssen sie, wie Zimmermann gezeigt hat, jedes für sich tordieren. „Wie aber ein Komplex rein-tordierender Zellen im Gewebeverband Windung herbeiführen kann, läßt sich leicht durch einen Versuch veranschaulichen. Man belege einen geraden bandförmigen Streifen Papiers der Länge nach dicht mit Stücken tordierender Säulchen der Stipagranne, verbinde diese untereinander und mit dem Papier durch ein Klebmittel und überlasse das Ganze der Austrocknung an der Luft, so wird dasselbe enge Linkswindungen zeigen, deren Außenseite der Papierstreifen einnimmt“ (Steinbrinck 1888, S. 392).

Das zuletzt angeführte Beispiel zeigt schon die nahen Beziehungen, die zwischen der Windebewegung und der nun noch zu besprechenden Torsion auftreten. Wir haben gesehen, daß die einzelnen Zellen tordieren müssen, wenn sie schraubig angeordnete Poren besitzen. Es kann nun auch ein ganzes Organ infolge gleichmäßiger Torsion seiner einzelnen Elemente tordieren. Als Darwin (1876) feuchte Stipagrannen zu einem Bündel vereinigte und dieses dann austrocknen ließ, trat Torsion ein; aber es scheint, daß in der Natur dieses Prinzip nicht zur Anwendung gelangt (Anemone? Eichholz 1885, 554). Sehr viel häufiger sehen wir jedenfalls Torsion des ganzen Organs eintreten infolge des Windungsbestrebens der Elemente, die in konzentrischen Lagen angeordnet sind. Die Torsion muß ja auf einer relativen Verlängerung der Peripherie gegenüber den zentralen Partien beruhen. Tordieren wir nun ein Bündel paralleler Fasern, so zeigt sich, daß jede Faser, mit Ausnahme der zentralen, in eine Schraubenlinie übergeführt wird; es muß also umgekehrt auch durch das Winden der einzelnen Elemente Torsion des Ganzen zustande kommen können. Tatsächlich spielen z. B. gerade bei Stipa, auf die wir uns beschränken wollen, windende Zellen vom Bau derjenigen der Zone IV von Erodium eine Hauptrolle, und es kommt nur noch der eine wichtige Umstand hinzu, daß nämlich diese Fasern eine von außen nach innen fortschreitende Befähigung zur longitudinalen Wassereinlagerung besitzen, also beim Austrocknen im Zentrum sich mehr verkürzen als in der Peripherie.

Zum Schlusse noch ein paar Worte über die biologische Bedeutung der besprochenen Bewegungen! Sie stehen fast alle in Beziehung zur Verbreitung der Samen. Bei der großen Mehrzahl der Fälle werden die Früchte durch Austrocknung geöffnet; es heben sich Teile der Fruchtwand ab, die Samen können nun aus der Kapsel ausfallen. Es gibt aber auch eine ganze Reihe von Pflanzen, deren Früchte sich bei trockenem Wetter schließen und bei feuchtem öffnen, dahin gehört die oben genannte Anastatica, Mesembryanthemum und manche andere. Vollkommener sind die Früchte eingerichtet, die ihre Samen auszuschleudern vermögen; das ist der Fall bei Geranium, den windenden Leguminosenhülsen und bei manchen anderen nicht erwähnten Pflanzen, z. B. Viola, Oxalis. Die Früchte

oder Samen endlich, die lange tordierende Grannen haben, wie Erodium, Stipa, aber außerdem noch viele andere Gramineen, manche Anemonen etc. sind imstande, sich durch die Torsionen der Granne in den Erdboden einzubohren.

Wir wollen nun noch eine Gruppe von Bewegungserscheinungen studieren, die an Antheren bezw. an Sporangien zu beobachten sind; sie führen zur Entlassung eventuell auch zur Ausschleuderung der Pollenkörner oder der Sporen und wurden bis vor kurzem ebenfalls als hygroskopische Bewegungen gedeutet. Wir betrachten zunächst die Sporangien der Farne, speziell die der Polypodiaceen. Es sind das gestielte, linsenförmige Körper, deren von einer einzigen Zellschicht gebildete Wand die Sporen umschließt. Die Zellen der Wand sind im allgemeinen flach-polyedrisch und dünnwandig; den Rand der „Linse" aber bildet ein vom Stiel ausgehender mehr oder minder geschlossener Ring (Annulus), der aus hufeisenförmig verdickten Zellen besteht (Fig. 124, *a*). Stark verdickt ist die innere Tangentialwand dieser Zellen, unverdickt die Außenwand, auf den Radialwänden nimmt die Wanddicke von innen nach außen allmählich ab. An der Stelle nun, wo der Ring aufhört, oder genauer gesagt, wo er aufhört aus solchen verdickten Zellen zu bestehen (Fig. 124, *1* bei *st*), entsteht beim Reifen des Sporangiums durch die Kontraktion des Annulus ein Riß; das Sporangium nimmt die Gestalt der Fig. 124, *2* an, die Sporen können ausfallen. Die Kontraktion des Annulus, die offenbar mit seinem Wasserverlust zusammenhängt, schreitet langsam vorwärts und kann schließlich so weit gehen, daß er wieder einen Kreis beschreibt, wobei aber jetzt seine frühere Innenseite nach außen gekehrt ist. In diesem Moment tritt eine ganz neue Erscheinung auf: mit einem plötzlichen Ruck schnellt der Ring zurück und gewinnt ungefähr wieder seine ursprüngliche Lage und Gestalt. Dabei prallt er mit großer Energie an die Unterlage an, schleudert das ganze Sporangium eventuell mehrere Zentimeter hoch in die Luft und bewirkt so die Ausstreuung der noch am Sporangium haftenden Sporen. Betrachtet man den Annulus während der Oeffnung des Sporangiums genauer, so zeigt sich, daß seine Zellen eine auffallende Deformation durchmachen. Das in ihnen enthaltene Wasser verdunstet, das Zellinnere verkleinert sich, indem die dünne Außenwand nach innen konkav wird, während die Seitenwandungen an ihren äußeren Enden sich nähern. So wird also die Außenlinie des Ringes allmählich immer kürzer, und damit findet die Einkrümmung des Ringes ihre einfache Erklärung. Die Einstülpung der Außenwände der einzelnen Ringzellen und ihr Gehalt an flüssigem Wasser zeigen aber klar, daß es sich hier nicht um eine „Schrumpfung" handelt.

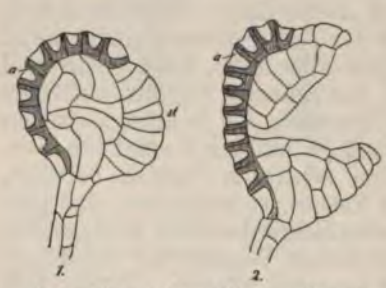


Fig. 124. Polypodiaceen-Sporangium. *st* Stomium, *a* Annulus. *1*, ungeöffnet, *2*. geöffnet.

Fragen wir aber nach der Ursache der Deformation der Zellen, die schließlich dahin führt, daß die Außenwand sich dem Boden der Zelle nähert, und daß die Außenkanten der Radialwände sich berühren, so müssen wir da auf die Kohäsion des Füllwassers der Zellen

und auf dessen Adhäsion an die Membran hinweisen (Steinbrinck 1898, 1903). Bei Gelegenheit der Besprechung der Wasserbewegung in der Pflanze haben wir schon erfahren, daß die Kohäsion des Wassers eine sehr beträchtliche ist; da die Adhäsion an die Membran ungefähr von gleicher Größenordnung ist, so bedarf es also eines Zuges von vielen Atmosphären, um die Wasserteile voneinander oder von der Zellwand loszureißen. Mit dem Eintritt der Verdunstung gerät, so müssen wir uns die Sache vorstellen, das Wasser im Innern der Zelle in Zugspannung; unter dem Einfluß seines Zuges erfolgt die geschilderte Deformation der Zelle. Wäre die Zellmembran nicht deformierbar, so müßte bald ein Reißen des gedehnten Wassers eintreten und im Zellinnern entstände ein luftleerer Raum, oder der Riß entstände zwischen Wasser und Membran, und es träte sofort Luft durch die letztere. Man hat geglaubt, solche Bewegungen, wie wir sie am Farnannulus kennen gelernt haben, und die wir im Gegensatz zu den durch Quellung oder Schrumpfung bewirkten als Kohäsionsbewegungen bezeichnen, könnten nur dann zustande kommen, wenn die Membran der Zelle für Luft impermeabel sei. Dann müßte aber ihr Vorkommen ein sehr beschränktes sein und speziell bei den Farnsporangien könnten sie nicht auftreten, denn die Außenwand der Annuluszellen ist tatsächlich für Luft durchlässig. Das Eindringen von Luft ins Zellinnere wird aber zunächst dadurch unmöglich gemacht, daß jedes kleinste Luftbläschen ja notwendigerweise die Adhäsion des Wassers an die Wand zu überwinden hat.

So übt also das Füllwasser der Ringzellen beim Verdunsten einen mächtigen Zug auf die Wandungen aus und spannt sie elastisch. Schließlich aber wird diese Spannung so groß, daß sie die Kohäsion des Wassers überwindet; die Wassermasse im Zellinnern wird durchgerissen, und die Zellmembranen nehmen ihre ursprüngliche Gestalt wieder an, der Ring krümmt sich mit plötzlichem Ruck in seine alte Ruhelage zurück. Seine Zellen erscheinen jetzt dunkel, sie enthalten nur noch wenig an den Wänden verteiltes Wasser, im übrigen einen Raum, der wohl gewöhnlich als „mit Luft erfüllt" bezeichnet wird. Nötig ist das Eindringen von Luft aber zur Ausführung des „Springens" nicht, denn dieses tritt auch dann auf, wenn die Sporangien bei minimalem Druck unter der Luftpumpe austrocknen (Schrodt 1897); in diesem Fall nimmt dann also ein luftleerer Raum das Zentrum der Annuluszellen nach dem Springen ein.

Die Art und Weise, wie die Antherenfächer der Phanerogamen sich öffnen, stimmt nach den Untersuchungen von Steinbrinck (1898, 99a) im wesentlichen mit dem Aufspringen der Farnsporangien überein. Jedes der vier Fächer der Anthere, die mit Pollenkörnern erfüllt sind, besitzt nach außen eine Wand, die im Zustand der Reife vielfach nur aus 2 Zellagen besteht. Die Pollenkörner gelangen dadurch ins Freie, daß diese Wand sich bogig zurückkrümmt. Hierbei spielt die äußere Zellage der Antherenwand keine Rolle;

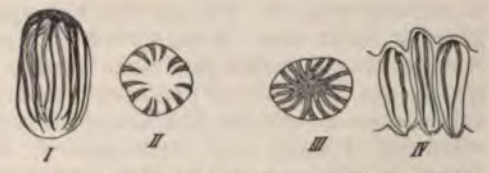


Fig. 125. Lilium candidum, Anthere. *I* Isolierte Faserzelle, in feuchtem Zustand. *II* Außenansicht derselben. *III* Innenansicht derselben. *IV* Faserzellen eines ausgetrockneten Antherenquerschnittes. Nach Steinbrinck, 1895. Vergr. 150.

nur die innere enthält die dynamischen Elemente, die gewöhnlich als „fibröse" Zellen bezeichnet werden. Es sind das Zellen, deren faserförmige Verdickungsleisten sehr charakteristisch angeordnet sind (Fig. 125). Sie laufen nämlich an den Seitenwänden in bestimmten Abständen ungefähr parallel nach innen zu und bedecken einen größeren oder geringeren Teil der Innenwand, indem sie hier radial zu einem Stern zusammentreten; die Außenwand lassen sie ganz frei. Die Analogie mit den Annuluszellen der Farne leuchtet ein. Der Umstand aber, daß die Seitenwände hier nicht gleichmäßig verdickt sind, bewirkt eine Differenz in ihrem Verhalten gegenüber den genannten Farnzellen. Auch die fibrösen Zellen verlieren beim Eintrocknen ihr Füllwasser und erfahren dadurch eine Deformation. Die Deformation besteht auch hier in erster Linie darin, daß der Durchmesser der Zelle auf der Außenseite der Anthere verkürzt wird, weil die Innenseite durch die Verdickungsschichten gefestigt ist. Aber die Veränderung der Gestalt äußert sich hier nicht in einer Einstülpung der Außenwand, sondern in einer sehr bedeutenden Kontraktion der Radialwände in der Richtung senkrecht zu den Verdickungsstreifen, so daß diese sich bedeutend nähern (Fig. 125, *IV*). Die Verkürzung dieser Wände kann 50, 60, selbst 70 % betragen (Schwendener 1899; Steinbrinck 1901, 555). Wäre sie die Folge eines einfachen Schrumpfungsprozesses, so wäre diese Verkürzung eine ganz extreme, wie sie bei keiner anderen Zellwand nachgewiesen ist. Zudem hat Steinbrinck gezeigt, daß sie schon eintritt, während das Lumen der Zelle noch mit Wasser erfüllt ist, und damit ist bewiesen, daß sie nicht durch Schrumpfung zustande kommen kann.

Tatsächlich ist denn auch der Vorgang ein ganz anderer. Unter dem Einfluß des Zuges, der vom Füllwasser ausgeht, legen sich die dünnen, zwischen den Fasern gelegenen Teile der Radialwand in Längsfalten und ermöglichen so die Volumabnahme der Zelle. Abgesehen von diesen Faltungen, die man am besten auf einem guten Tangentialschnitt durch die Anthere wahrnimmt, besteht aber noch ein weiterer Unterschied gegenüber den Annuluszellen. In dem Moment, wo die elastisch gebogenen Fasern die Kohäsion des Füllwassers überwinden, wo also eine Blase im Zellinnern erscheint, tritt nicht wie beim Annulus ein Springen ein, sondern die Antherenwand bleibt in ihrer nach außen konkaven Krümmung. Dies rührt wahrscheinlich daher, daß die dünnen Membranfalten aneinander adhärieren und erst bei Wasserzutritt geglättet werden können. Im letzteren Fall tritt also wieder eine Schließbewegung der Antherenklappe ein.

Es muß zugegeben werden, daß die Mechanik der Antheren auch durch die neueste Erklärung als „Kohäsionsmechanik" noch nicht so durchsichtig ist, wie die des Farnsporangiums. Auch ist diese Erklärung nicht ohne Widerspruch geblieben und z. B. noch 1902 von Schwendener zurückgewiesen worden. Es will uns aber scheinen, als ob die „Kohäsionshypothese" mehr leiste, als irgend einer der zahlreichen bisherigen Erklärungsversuche, die wir im einzelnen nicht würdigen können (vgl. Steinbrinck, Ber. D. bot. Ges., 1898—1903). Durch Kamerling (1898) und Steinbrinck (1899 b) ist dann ferner gezeigt worden, daß die Kohäsion und nicht die Quellung auch noch bei manchen anderen Bewegungserscheinungen eine maßgebende Rolle spielt, so im Sporangium und den Elateren der Lebermoose, bei manchen Wassergeweben und bei den Pappushaaren gewisser Compositen. Auf

alle diese Fälle können wir hier nicht eingehen, wohl aber haben wir zum Schluß darauf hinzuweisen, daß die Kohäsion des Füllwassers vielleicht auch bei den Quellungsvorgängen mitspielen könnte, so daß also zwischen Quellungs- und Kohäsionserscheinungen nicht der prinzipielle Gegensatz vorläge, wie es auf den ersten Blick zu sein scheint. Wir kommen damit auf einen Punkt zurück, den wir oben (S. 505) nur andeuten konnten. Wir sahen, daß nach Bütschli den quellbaren Körpern ein wabiger Bau zukommt, daß die Waben im gequollenen Zustand des Körpers mit Flüssigkeit erfüllt sind, im trockenen Zustand aber durch Umsinken der Wände kollabieren. Die Kräfte, die zur Deformation der Wabenwände führen, werden wir jetzt unschwer in dem Kohäsionszug der verdunstenden Wabenflüssigkeit erkennen. Wir können also die einzelne Wabe mit der fibrösen Zelle der Antherenwand vergleichen.

Literatur zu Vorlesung 32.

Askenasy. 1900. Verhandl. Naturhist. Verein Heidelberg, N. F. **6**.
Bütschli. 1892. U. über die mikroskop. Schäume u. das Protoplasma. Leipzig.
— 1896. Abh. Kgl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen.
— 1898. Unters. über Strukturen etc. Leipzig.
— 1900. Zusammenfassender Bericht von Schuberg. Zool. Centralbl. 1900, **7**.
Darwin. 1876. Transactions Linn. Soc. II Ser. **1**, 149.
Eichholz. 1885. Jahrb. wiss. Bot. **17**, 543.
van Gerichten. 1876. Ber. D. chem. Gesellsch. **9**, 1121.
Hildebrand. 1873. Jahrb. wiss. Bot. **9**, 235.
Kamerling. 1898. Botan. Centralbl. **73**, 369.
Kraus, Gr. 1866. Jahrb. wiss. Bot. **5**, 83.
Nägeli, C. 1858. Pflanzenphys. Unters. **3**. (Die Stärkekörner.)
Nägeli u. Schwendener. 1877. Das Mikroskop, 2. Aufl., Leipzig, 414 ff.
Reinke. 1879. Unters. über Quellung (Hansteins bot. Abhdlgn. **4**).
Rodewald. 1895. Landw. Versuchsstat. **45**, 201.
Schrodt. 1897. Ber. D. bot. Ges. **15**, 104.
Schwendener. 1899. Sitzungsber. Berl. Akademie S. 101.
— 1902. Sitzungsber. Berl. Akademie S. 1056.
Steinbrinck. 1873. Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Diss. Bonn.
— 1878. Bot. Ztg. **36**, 561.
— 1888. Ber. D. bot. Ges. **6**, 385.
— 1891. Flora **74**, 193.
— 1895. Dodonaea Bot. Jaarboek **7**. Grundzüge d. Oeffnungsmechanik von Blütenstaub- u. e. Sporenbehältern.
— 1898. Ber. D. bot. Ges. **16**, 97.
— 1899 a. Festschr. f. Schwendener, S. 165. Berlin.
— 1899 b. Ber. D. bot. Ges. **17**, 170.
— 1903. Ber. D. bot. Ges. **21**, 217.
Volkens. 1884. Jahrb. d. Berliner Bot. Gartens **3**, 6.
Zimmermann. 1881. Jahrb. wiss. Bot. **12**, 542.

Vorlesung 33.

Schleuderbewegungen durch Turgor und Wachstum.

Bei der Ausführung der Bewegungen, die in Vorl. 32 besprochen wurden, spielt das Vorhandensein oder Fehlen von Protoplasma keine Rolle; diese Bewegungen können deshalb ebensogut an toten wie an lebenden Organen auftreten. Gewöhnlich aber geht mit dem ersten Eintrocknen eines Gewebes auch das Protoplasma zugrunde, und nur bei Pflanzen, die völlige Austrocknung ertragen, können sich hygroskopische Bewegungen während des Lebens mehrfach wiederholen. Das ist der Fall bei vielen Moosen und unter den höheren Pflanzen bei Selaginella lepidophylla, die sich bezüglich ihrer Gestaltsveränderungen ähnlich verhält, wie die oben genannte Anastatica. Von jetzt an betrachten wir Bewegungen, die nur in der lebenden Pflanze möglich sind, weil sie nicht durch Quellung oder Schrumpfung der Membran zustande kommen, auch nicht durch die auf dem Zug des verdunstenden Füllwassers beruhende Spannung der Membran; ihre Ursache liegt vielmehr, wenn wir von den lokomotorischen Bewegungen (Vorl. 42/43) absehen, in Veränderungen der Zellen, an denen Membran und lebender Inhalt gleichmäßig beteiligt sind — Veränderungen, die ihre nächsten Ursachen im osmotischen Druck oder im Wachstum der Zelle haben. Osmotischer Druck und Wachstum sind Erscheinungen, die uns nicht mehr fremd sind. Es wird sich aber empfehlen, zu den bisherigen Darlegungen noch einige Ergänzungen zu geben.

Wie der osmotische Druck zustande kommt, das haben wir eingehend besprochen. Auch eine Methode zu seiner Bestimmung haben wir kennen gelernt, die Plasmolyse, eine Methode, die zudem den großen Vorteil hat, daß wir die Stoffe des Zellsaftes, die den Druck hervorbringen, gar nicht zu kennen brauchen. Es handelt sich also hier nur noch um Mitteilungen über die Größe des osmotischen Druckes und über seine Wirkung auf die Membran. Nehmen wir zunächst einmal an, die Membran sei durch den Druck gar nicht gedehnt, dann gibt uns die Konzentration der eben plasmolysierenden Flüssigkeit auch die Konzentration des Zellsaftes an. Wenn also eine 2-proz. Salpeterlösung die Plasmolyse herbeiführt, so können wir sagen, der Salpeterwert des Zellsaftes beträgt 2 Proz., wobei dann der Zellsaft aus einem Gemisch von beliebigen Substanzen, z. B. Zuckerarten und organischen Säuren bestehen kann. Streng genommen freilich gibt uns die plasmolytische Methode immer zu hohe Werte, denn damit eine sichtbare Abhebung des Protoplasten von der Membran stattfinde, muß eben die plasmolysierende Flüssigkeit einen etwas höheren Salpeterwert haben als der Zellsaft. Hat man den Salpeterwert des Zellsaftes bestimmt, dann kann man die Druckhöhe in der Zelle durch Rechnung finden, denn es ist bekannt, daß eine 1-proz. Salpeterlösung (= 0,1 GM) einen Druck von 3,5 Atmosphären ausübt. Mit Hilfe der isosmotischen Koeffizienten läßt sich hieraus der Druck jeder beliebigen anderen Lösung berechnen. Tatsächlich eignet sich aber gerade die Salpeterlösung sehr gut zur Plasmolyse, und sind mit ihr zahlreiche Untersuchungen angestellt worden. Die folgende Zusammenstellung über die Höhe des osmotischen Druckes in verschiedenen Pflanzenzellen entnehmen wir Rysselberghe (1899, S. 23):

	Osmot. Druck in Atmosph.	Autor, der die Bestimmung ausgeführt hat
Peperomia, Hypoderm der Blätter	3—4	Westermaier
Plantago amplex., Blütenstiel	6	de Vries
Phycomyces, Hyphen	7—8	Laurent
Sorbus aucuparia	9	de Vries
Foeniculum, Blütenstiel	9—12	Ambronn
Helianthus, Mark	13	de Vries
Phaseolus, Blattgelenk	10—12	Hilburg
Pinus, Cambium	13—16	Wieler
Populus, „	14—15	„
Pinus silvestris, Markstrahlen	13—21	„
„ nigra, „	16—21	„

Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß in gewöhnlichen Pflanzenzellen ein osmotischer Druck von 5—10 Atmosphären besteht; doch finden sich nicht selten Abweichungen von diesem Mittelwert nach unten und nach oben. Unter 3,5 Atmosphären sinkt aber der Druck in gewöhnlichen Parenchymzellen selbst dann nicht, wenn sie sich im äußersten Hungerzustand befinden (Stange 1892, 391) und auch in den Zellen vergilbter, abfallender Blätter sind stets noch ansehnliche osmotische Drucke nachzuweisen. Ob in der Knolle des Tobinamburs wirklich, wie H. Fischer (1898) und Copeland (1896) behaupten, ein viel geringerer Turgor herrscht als in anderen Zellen, muß noch genauer untersucht werden. Als Beispiele großer Drucke können neben den am Ende obiger Tabelle verzeichneten Pflanzenorganen namentlich die glukose- bezw. rohrzuckerreichen Reservestoffbehälter der Zwiebel und der Rübe gelten, in denen ein Druck von 15—21 Atmosphären nachgewiesen wurde, und als Maximum können die Knotenzellen der Gramineen genannt werden, in denen Pfeffer (1893, 399) einen osmotischen Druck von 40 Atmosphären konstatierte. Auf noch größere Drucke, die nur unter bestimmten Umständen auftreten, kommen wir jetzt zu sprechen.

Daß der osmotische Druck keine ein für alle Male konstante Größe in einer bestimmten Zelle hat, das ist auch schon gelegentlich erwähnt worden. Tatsächlich finden wohl fortwährend Aenderungen bezw. Regulationen desselben statt. Wenn eine Zelle wächst, so muß ja mit der Wasseraufnahme eine Verdünnung des Zellsaftes, also eine Abnahme des osmotischen Druckes eintreten; wenn eine solche im allgemeinen nicht oder nicht dauernd nachzuweisen ist, so liegt das eben daran, daß eine Neubildung osmotischer Substanz stattfindet, die rasch zur Wiederherstellung der alten Druckverhältnisse führt. Noch viel auffallender sind die Regulationen, wenn die Zellen in konzentrierten Substraten kultiviert werden; wir haben früher schon bemerkt, daß dann der osmotische Innendruck rasch vermehrt wird und event. den enormen Wert von 150 Atmosphären erreichen kann. Ein solcher Innendruck ist natürlich nur dann möglich, wenn auch die Außenflüssigkeit einen starken osmotischen Druck ausübt; bringt man eine Zelle, die bisher etwa in einer hochkonzentrierten Zuckerlösung gelebt hat, in Wasser, so wirkt jetzt der Innendruck mit seiner ganzen Größe einseitig auf die Wand, und diese platzt. Wie wir alsbald zeigen werden, kommt ein solches Zersprengen der Membran durch den osmotischen Druck in einigen Fällen im normalen Entwicklungsgang der Pflanze vor, im allgemeinen aber wird der osmotische Druck so reguliert, daß er nur zu einer Spannung der Zellhaut innerhalb ihrer Elastizitätsgrenze führt.

Fragen wir nun nach der Bedeutung des osmotischen Druckes. In vielen Fällen, z. B. gerade bei Rübe und Zwiebel, wird man ihn als eine Nebenwirkung der Anhäufung großer Mengen von Reservestoffen betrachten und sogar geneigt sein, diese Nebenwirkung für eine unerwünschte zu halten, da die meisten Reservestoffbehälter das Streben haben, die osmotische Wirkung ihres Inhaltes durch Umwandlung in großmolekülige oder unlösliche Verbindungen (z. B. Stärke) aufzuheben. Zweifellos hat aber in anderen Fällen die Pflanze von einem hohen osmotischen Druck Nutzen. Auch wenn wir ganz davon absehen, daß der osmotische Druck im allgemeinen das Wachstum zu unterstützen scheint, müssen wir ihm eine wichtige Rolle zuschreiben, da tatsächlich jugendliche Zellen nur durch ihn eine gewisse unentbehrliche Festigkeit erlangen. Im allgemeinen wird freilich die Festigkeit der Elemente, die speziell zu mechanischen Zwecken in der Pflanze Verwendung finden, durch besonders feste Zellmembranen erzielt, daß aber auch in spezifisch mechanischen Zellen der osmotische Druck von Bedeutung sein kann, hat Correns (1891) an den Haaren von Aristolochia gezeigt, deren Gelenkzelle dünnwandig ist und nur durch den erheblichen Turgordruck (22 Atmosphären) eine bedeutende Festigkeit erhält.

Inwiefern aber der osmotische Druck Einfluß auf die Festigkeit der Zellmembran hat, ist leicht einzusehen. Der Druck dehnt die zarten Häute so lange, bis die elastische Gegenwirkung der Haut dem Druck gleichkommt; die gedehnte Haut aber widerstrebt jeder weiteren Deformation energischer als zuvor, sie ist also fester. Die Zunahme der Festigkeit mit der Dehnung wird gut illustriert durch das Verhalten eines dünnwandigen Kautschukballons, der im aufgeblasenen Zustand sehr formbeständig, ohne Spannung seiner Wand aber sehr wenig fest ist. Die Verwendung dieser osmotischen Festigkeit ist nun aber im Pflanzenreich eine beschränkte; wir finden sie bei niederen Organismen, die im Wasser leben oder nur in feuchter Luft ihr Fortkommen finden, bei den höheren Pflanzen aber nur in den jungen, noch wachstumsfähigen Teilen. Später übernimmt die sich verdickende Wand die Festigung in der Pflanze; in den stark wachsenden Teilen wären aber dicke Wandungen nicht vorteilhaft. Freilich hat die Verwendung des osmotischen Druckes zur Festigung für die jungen Teile auch ihre Gefahren; an jedem warmen Sommertag sieht man diese welk, d. h. dann ist ihre Festigkeit durch zu großen Wasserverlust vernichtet.

Von Interesse ist jetzt für uns, zu sehen, wie stark die Zellwände in der Pflanze osmotisch gedehnt sein können. Man stellt das fest, indem man die Verkürzung mißt, die bei der Aufhebung des Turgors eintritt. Den Turgor aber hebt man durch Anwelken, durch Töten in heißem Wasser oder endlich durch Plasmolysieren auf. Es zeigt sich dann, daß alle wachsenden Zellwände in der Pflanze stark gedehnt sind; in der Regel treten mit Aufhebung des Turgors Verkürzungen von 3—20 Proz. auf, im Durchschnitt etwa 10 Proz. (de Vries 1877, Schwendener und Krabbe 1898). Dehnt man die Wand der plasmolysierten Zelle durch angehängte Gewichte, bis sie die gleiche Länge hat wie im turgeszenten Zustand, so kann man offenbar den osmotischen Druck in der Pflanzenzelle, unabhängig von den im physikalischen Apparat gewonnenen Werten der osmotischen

Leistung des Rohrzuckers und unabhängig von der plasmolytischen Methode, bestimmen.

Bei erwachsenen Zellen ist die Dehnbarkeit der Zellhaut in der Regel eine so geringe, daß eine nennenswerte Kontraktion bei der Plasmolyse nicht zustande kommt. An Ausnahmen fehlt es freilich nicht; es gibt ausgewachsene Zellen, die sich sogar durch hochgradig dehnbare Wände auszeichnen. Wir werden solche z. B. in den Blattgelenken kennen lernen und erfahren, welche wichtige Rolle sie bei den Bewegungen vieler Blätter spielen. An dieser Stelle sei nur erwähnt, daß solche Zellen auch bei gewissen Staubgefäßen, so namentlich denen der Cynareen vorkommen; ja diese Zellen sind sogar wohl die dehnbarsten im ganzen Pflanzenreich, denn Pfeffer (vgl. 1892, S. 234) fand, daß sie bei der Plasmolyse sich auf die Hälfte ihrer bisherigen Länge kontrahieren; nur am Samen von Haemanthus könnten vielleicht, nach einer Angabe von Hildebrand (1900), Zellen mit noch stärker elastisch dehnbarer Wand auftreten.

Die Bestimmung des osmotischen Druckes — das mag an dieser Stelle gesagt sein — ist bei Zellen, die so stark gedehnt sind wie die der Cynareen, mit Hilfe der Plasmolyse nicht ohne weiteres auszuführen. Die Plasmolyse gibt uns ja den osmotischen Druck in der Zelle an, die halb so lang ist als die turgeszente war, in der demnach prozentisch die doppelte Menge von osmotischer Substanz enthalten ist. Den so gefundenen Wert für den osmotischen Druck müssen wir also in diesem Fall gerade auf die Hälfte setzen. Es leuchtet ein, daß auch bei geringeren Verkürzungen der Zelle von 10—20 Proz. schon nennenswerte Korrektionen an den plasmolytisch ermittelten osmotischen Drucken nötig sind, die nur durch eine genaue Bestimmung der Volumabnahme ermöglicht werden.

Aus der geschilderten Wirkung des osmotischen Druckes auf die Zellhaut ergibt sich von selbst die Möglichkeit von Bewegungen, die durch diesen Druck zustande kommen. Betrachten wir zunächst die einzelne Zelle, so kann an ihr eine einfache Verlängerung, also eine geradlinige Bewegung eintreten, wenn entweder der osmotische Druck, oder wenn die Dehnbarkeit der Membran zunimmt. Entsprechendes gilt bei Abnahme des osmotischen Druckes bezw. der Dehnbarkeit der Haut; die Zelle verkürzt sich geradlinig. Ist aber die Zellmembran nicht ringsum gleich beschaffen, so wird eine Aenderung im osmotischen Druck stets zu einer Gestaltsveränderung führen. Das bekannteste derartige Vorkommnis liefern uns die Bewegungen der Spaltöffnungen, die schon früher besprochen werden mußten. Ein Blick auf Fig. 8 S. 50 wird uns ins Gedächtnis zurückrufen, daß in den Schließzellen der Spaltöffnung die Konvexseite eine dünnere und darum dehnbarere Membran besitzt, als die Konkavseite. Bei Zunahme des osmotischen Druckes verstärkt sich also die schon bestehende Krümmung in der Zelle. Man kann sich leicht vorstellen, daß durch passende Anbringung resistenter Membranteile eine zylindrische Zelle mit Zunahme ihres Innendruckes nicht nur eine einfache Krümmung, sondern auch Torsionen und Windungen bilden könnte, wie sie in Fig. 119 S. 501 dargestellt sind; die in der Natur vorkommenden gedrehten und gewundenen Zellen verdanken ihre Gestalt aber wohl kaum je dem osmotischen Druck, sondern stets Wachstumsvorgängen.

Viel häufiger als an Einzelzellen kommen durch Turgeszenz-

änderung bedingte Bewegungen bei vielzelligen Geweben vor. Indem hier die einzelnen Zellen ungleich osmotisch gedehnt werden, kommt es zu den so verbreiteten Gewebespannungen, von denen schon in Vorlesung 23 (S. 361) die Rede war. Dort führten wir freilich die Gewebespannung auf ein ungleich starkes Wachstum der einzelnen Komponenten zurück; es ist aber klar, daß die einzige Bedingung für die Gewebespannung ein ungleiches Verlängerungsbestreben der verschiedenen Teile ist, und daß es ganz gleichgültig für den Erfolg ist, ob das Verlängerungsbestreben durch osmotische Dehnung, durch Wachstum oder sonstwie bedingt ist. In den früher erwähnten Fällen handelte es sich um Stengel oder ähnliche Gebilde, deren zentrale Teile ein stärkeres Verlängerungsbestreben hatten, als die peripheren; die Folge war eine Dehnung der peripheren Teile, eine Kompression des Zentrums, und die Gesamtlänge des Organs ergab sich aus der Resultante zwischen diesen entgegengesetzten Bestrebungen der Teile.

Solange nun die antagonistisch wirksamen Teile in der Weise verteilt sind wie im normal wachsenden Stengel, kann mit jedem Wechsel der Turgordehnung wohl eine Aenderung der Länge des ganzen Organs zustande kommen, aber niemals eine Krümmung, Drehung etc. Die Bedeutung solcher Spannungen, die sehr weit verbreitet sind, dürfte eine rein mechanische sein; denn so gut wie die Turgorspannung die Einzelzelle festigt, so wird ein Stengel auch durch die Gewebespannung gefestigt.

Im typischen Stengel etc. sind also die nach Isolierung sich verkürzenden Gewebe allseits gleichmäßig um den komprimierten Zentralteil angeordnet. Sowie diese gleichmäßige Verteilung aufhört, treten Krümmungen ein. In der Natur kommen diese außerordentlich häufig vor, ndem die eine Längshälfte des betreffenden Organs an Turgorkraft gewinnt oder verliert. Im Experiment kann man eine solche Krümmung durch Gewebespannung ungemein leicht erzielen, wenn man einen wachsenden Stengelteil der Länge nach spaltet: das Mark kann nun seinem Ausdehnungsbestreben folgen und wird konvex; die Rinde kann sich verkürzen und wird konkav.

Bewegungen, die durch den Turgor vermittelt werden, können offenbar rückgängig gemacht werden, wenn ihre Ursache rückgängig gemacht wird; die Dehnungen der Zellmembranen sind ja elastische. Solche Bewegungen nennt man Variationsbewegungen und stellt sie in Gegensatz zu den Wachstums- oder Nutationsbewegungen. Diese pflegen zwar auch mit osmotischer Dehnung zu beginnen und sind deshalb in den ersten Stadien durch Plasmolyse rückgängig zu machen; nach kurzer Zeit ist aber die osmotisch gedehnte Membran gewachsen, also dauernd verlängert, und damit ist die betreffende Bewegung fixiert. Die Bewegung durch Wachstum kann wie die durch Turgor eine geradlinige Verlängerung, eine Krümmung, Torsion etc. sein. Hierauf näher einzugehen, hat keinen Zweck, da die Analogie mit den Variationsbewegungen eine vollkommene ist. (Ueber das Wachstum selbst vgl. man Vorl. 21.) Dagegen dürften noch einige Bemerkungen allgemeiner Natur hier am Platze sein.

Bei allen Bewegungen, ob diese nun durch Wachstum oder Turgor vermittelt werden, bedarf es eines gewissen Aufwandes an Energie zur Ueberwindung äußerer und innerer Widerstände. Während die

inneren Widerstände wenig bekannt sind, verdanken wir Pfeffer (1893) eine eingehende Experimentaluntersuchung über die äußeren. Sie können außerordentlich gering sein, wenn die Pflanze geradlinig in Wasser oder Luft wächst, sie nehmen aber hohe Werte an, z. B. wenn die Wurzel in den Boden eindringt und Erde oder gar Felsen auseinandertreibt. Auch bei Krümmungen muß oft bedeutende Arbeit geleistet werden; diese wird um so größer, je mehr die Krümmungszone basal liegt, je größer also die Last des passiv aufzurichtenden Pflanzenendes ist.

Daß die Energie zu solchen Leistungen bei Variationsbewegungen nur durch den osmotischen Druck geliefert wird, leuchtet ein. Da aber beim Flächenwachstum der Zellhaut, wie früher besprochen wurde, durch Ausscheidungsenergie ungleich größere Kräfte entwickelt werden, als durch den osmotischen Druck, so könnte man denken, diese Ausscheidungsenergie spiele auch bei den Außenleistungen wachsender Pflanzen eine bedeutende Rolle. Nach den Untersuchungen Pfeffers kommen jedoch diese Außenleistungen ausschließlich durch den Turgordruck zustande, die Pflanze ist aber imstande, den vollen Turgordruck auf die Ueberwindung von Widerständen zu verwenden.

Ohne auf Details einzugehen, erwähnen wir nur, daß Pfeffer durch Eingipsen der Pflanzenteile für eine gute, überall anliegende Widerlage sorgte, und daß er dann durch geeignete Apparate den Druck bestimmen konnte, der den von der Pflanze zur Entfernung der Widerlage aufgewendeten Druck äquilibrierte. Die so gemessenen Außendrucke der Pflanze erreichen oft Werte bis zu 12 Atmosphären.

Solange die Zelle von außen her keinen Widerstand in ihrem Ausdehnungsbestreben findet, verwendet sie den ganzen osmotischen Druck zur Dehnung der Membran. Nach dem Eingipsen wird aber die gedehnte Wand durch Wachstum entspannt, und in dem Maße als die Entspannung der Membran fortschreitet, wird der osmotische Druck auf die Widerlage übertragen. Nach völliger Entspannung kann also endlich der gesamte Innendruck zur Leistung äußerer Arbeit verwendet werden, und in manchen Fällen schreitet mit der Zunahme des Widerstandes nicht nur die Entspannung der Zellwand bis zum Endziel vor, sondern es kommt sogar zu einer Steigerung des osmotischen Druckes über sein Normalmaß.

Als eine erste Gruppe von Bewegungserscheinungen betrachten wir die Schleuderbewegungen, die an reifenden Früchten, an Sporen etc. stattfinden. Diese Bewegungen sind habituell dadurch ausgezeichnet, daß sie sehr plötzlich eintreten. Und die Schnelligkeit wird dadurch ermöglicht, daß zunächst nur Spannungen zwischen Geweben, Zellen oder Zellteilen ausgebildet werden, die sich dann in einem Augenblick ausgleichen. Dieselbe Erscheinung haben wir schon bei den hygroskopischen Bewegungen kennen gelernt, wo neben den langsamen mit jeder Wasserzufuhr oder Wasserabnahme sich wiederholenden Schwingungen, auch ruckweise Bewegungen auftreten. Gerade die erste Oeffnung der trockenen Kapseln pflegt durch Ausgleich von Spannungen plötzlich zu erfolgen, und nicht selten werden dabei Teile der Fruchtwand oder die Samen weggeschleudert. Die jetzt zu besprechenden Schleuderbewegungen sind in biologischer Hinsicht diesen Bewegungen trockener Früchte direkt an die Seite zu stellen. Sie

stehen ihnen aber auch in Beziehung auf die Mechanik ihrer Ausführung nahe; der Unterschied liegt nur darin, daß die Spannungen bei den früher besprochenen Erscheinungen durch Quellung der Membran oder Kohäsion des Füllwassers bedingt sind, während sie bei den jetzt zu besprechenden auf osmotischem Druck beruhen.

Wir beginnen mit Fällen, in denen die Spannung in einer einzelnen Zelle auftritt, zunächst mit den Sporenschläuchen (Asci) der Ascomyceten (vgl. de Bary 1884), als deren ersten Vertreter wir einen Ascobolus betrachten. Die Asci sind langgestreckte Zellen, die in ihrem Innern acht junge Zellen, die Sporen, erzeugt haben, daneben aber noch die normalen Zellbestandteile besitzen: ein wandständiges Protoplasma von oft sehr geringer Mächtigkeit und einen osmotisch wirksamen Zellsaft. Die Asci sind zu vielen Tausenden in einer Fläche (dem Hymenium) vereinigt und mit sterilen, schmalen Zellen (Paraphysen) untermischt. Bei der Reife des Ascus tritt nun offenbar eine bedeutende Zunahme seines osmotischen Druckes ein und dadurch eine Größenzunahme, die in Längs- und Querrichtung leicht zu dem Doppelten der ursprünglichen Dimensionen führen kann. Wird der Ascus angeschnitten oder plasmolysiert, so zieht er sich auf seine anfängliche Größe zurück, und damit ist bewiesen, daß die Vergrößerung nicht auf Wachstum beruht. Im Verlaufe der natürlichen Entwicklung aber kommt schließlich ein Moment, in dem eine zirkumskripte Wandpartie an der Ascusspitze dem Druck des Inhaltes nicht mehr widerstehen kann und platzt. Durch das entstandene Loch wird unter dem Druck der elastisch sich kontrahierenden Membran der ganze Zellinhalt in die Luft geschleudert, bei Ascobolus oft 7 und mehr Zentimeter, bei Sordaria fimiseda sogar 15 cm hoch; die Wand selbst schnurrt dabei auf ihre frühere Größe zurück. Bei Ascobolus pflegen eine große Anzahl von Ascis zu gleicher Tageszeit, nämlich zwischen 1 und 3 Uhr Nachm. zu platzen, nachdem schon am Abend zuvor die Streckung und mit ihr ein Heraustreten aus der Hymenialfläche begonnen hat. Die Ejakulation erfolgt um diese Zeit auf ganz geringe Erschütterungen hin, die vermutlich in der Weise wirksam sind, daß sie eine kleine Biegung des Ascus herbeiführen und damit die Spannung der Membran über die Leistungsfähigkeit der Spitzenpartie steigern. Es kann kaum bezweifelt werden, daß auch ohne solche Erschütterungen endlich die Schleuderbewegung erfolgen würde. Die bestimmte Periodizität in den Ausschleuderungen von Sporen, die sich tagelang wiederholen, hängt offenbar mit dem Licht zusammen, worauf wir hier nicht eingehen können. Auch weitere Details in der Art des Oeffnens der Asci können wir nicht besprechen; nicht überall erfolgt die Oeffnung wie bei Ascobolus mit einem Deckel.

Fig. 126. Ascobolus furfuraceus. *I* Junger Ascus. *II* Reifer Ascus. *III* Entleerter Ascus. Vergr. 150. Nach de Bary, Morphol. d. Pilze. Leipzig 1884.

Ein gewisses Interesse aber beanspruchen noch diejenigen Asci, bei denen die Sporen einzeln, eine nach der anderen, ausgeschleudert werden. So verhalten sich manche Pyrenomyceten, z. B. Sphaeria Scirpi (Pringsheim 1858). Vor Beginn der Sporenausschleuderung tritt hier schon eine plötzliche Streckung des Ascus auf die dreifache

Länge ein; sie kommt dadurch zustande, daß eine äußere Lamelle der Ascuswand durchrissen wird und zusammenschrumpft, während die innere Lamelle sich dehnt (Fig. 127); es bestand also eine Spannung zwischen zwei zuvor nicht unterscheidbaren Wandschichten. Bei der starken Dehnung des Ascus rücken die Sporen, die hier mehrzellig sind, nach der Spitze vor, und bald wird die oberste durch eine Oeffnung ausgeschleudert. Bei der dabei stattfindenden Kontraktion verkürzt sich der Ascus nur wenig, denn die nächste Spore verschließt alsbald die Oeffnung wieder und macht einen weiteren Austritt des Zellinhaltes unmöglich. Nunmehr erfolgt erneute Zunahme des Druckes im Innern des Ascus bis auch die zweite Spore aus der engen Oeffnung ausgetrieben ist etc. Erst nach völliger Entleerung verkürzt sich der Ascus sehr beträchtlich, zugleich aber zeigt sich seine Membran auffallend gequollen, und deshalb ist es sehr wahrscheinlich, daß hier das Ausschleudern nicht durch den osmotischen Druck oder wenigstens nicht durch ihn allein bewirkt wird, sondern daß die Quellung der Zellmembran bei diesem Prozeß mitbeteiligt ist. Auch bei vielen anderen niederen Organismen werden die Sporen durch Aufquellen bestimmter Wandteile aus ihren Mutterzellen ausgepreßt.

Fig. 127. Sphaeria Scirpi. *I* gestreckter Ascus; die äußere Haut durchrissen. *II* Die letzte Spore noch unausgeschleudert. *III* leerer Ascus. Nach Pfeffer, Pflanzenphys. I. Aufl.

Osmotische Wirkungen sind aber zweifellos im Spiel bei der Abschleuderung der Sporen von Empusa und Verwandten (z. B. Basidiobolus; S. 302) und der Sporangien von Pilobolus. Wir halten uns an die bei Pilobolus crystallinus gegebenen Verhältnisse (vgl. de Bary 1884). Da findet sich eine Trägerzelle (*t* Fig. 128), die stark angeschwollen ist und mit ihrem Ende in das ihr aufsitzende Sporangium (*sp*) hineingewölbt ist. Hat der osmotische Druck in dem Träger eine gewisse Höhe erreicht, so reißt dessen Membran an der Stelle *r* mit ringförmigem Riß auf, und sein Inhalt wird unter Kontraktion der Wand genau in der gleichen Weise ausgeschleudert wie der des Ascus von Ascobolus. Die ausspritzende Flüssigkeit trifft aber hier auf das Sporangium und treibt dieses event. bis zu einem Meter hoch in die Luft.

Fig. 128. Pilobolus. Schematischer Längsschnitt. *t* oberes Ende der Trägerzelle. *r* Rißstelle. *Sp* Sporangium. Nach de Bary (1884).

Eine Reihe von weiteren Beispielen soll zur Illustration von Schleuderbewegungen dienen, bei denen nicht eine einzelne Zelle, sondern viele Zellen die zur Erzielung der Bewegung nötigen Spannungen herstellen. Die Einrichtung, die wir z. B. bei der Spritzgurke (Ecballium Elaterium) antreffen (Hildebrand 1873), erinnert freilich noch vollkommen an den Schleudermechanismus von Ascobolus. Die länglich eiförmige Frucht (Fig. 129) wendet durch eine Drehung ihres Stieles die Basis nach oben. Sie besteht aus einer Wand, die aus vielen Zellschichten zusammengesetzt ist, und aus einem schleimigen Inhalt, der die Samen umschließt. Wenn die Frucht reif ist, was sich äußerlich an ihrer beginnenden Gelbfärbung erkennen läßt, lockert sich das an den Fruchtstiel anschließende Stück der Fruchtwand und

wird dann auf eine leise Berührung der Frucht hin, schließlich wohl auch ohne weiteres Zutun, wie der Kork aus einer Champagnerflasche, ausgeschleudert (129, *II*). Gleichzeitig entleert sich der schleimige Inhalt der Frucht mit den Samen, und diese werden mit großer Gewalt auf weite Entfernungen fortgeschleudert. Daß sich die Fruchtwand bei diesem Prozeß kontrahiert, kann man direkt sehen; Messungen bestätigen es außerdem. So wurde in einer noch nicht ganz reifen Frucht eine Kontraktion in der Längsrichtung von 100 auf 86, in der Quere von 100 auf 84 konstatiert; wahrscheinlich würde an ganz reifen Exemplaren die Verkürzung noch ausgiebiger ausfallen, doch lassen sich an solchen, weil sie leicht explodieren, nicht gut Messungen ausführen. Es muß also zuvor eine Spannung der Fruchtwand bestanden haben. Ob diese aber, wie die Spannung der Zellwand von Ascobolus, durch den osmotischen oder etwa durch einen Quellungsdruck des Inhaltes hergestellt wird, darüber geben die bisherigen Untersuchungen keinen genügenden Anhalt. Ausgeschlossen scheint uns dagegen zu sein, daß der Druck von der Fruchtwand selbst in der Art bewirkt wird, wie es Hildebrand annimmt. Nach Hildebrand sollen nämlich die äußeren Partien der Wand, die aus großen, saftreichen, dünnen Zellen bestehen, das Bestreben haben sich mehr auszudehnen als die inneren Schichten, sie sollen dann „derartig auf das Innere der Frucht drücken", daß die Explosion erfolgt. Tatsächlich aber verkürzen sich bei der Kontraktion der Fruchtwand, wie schon Dutrochet (1837) beobachtete, auch die Außenschichten.

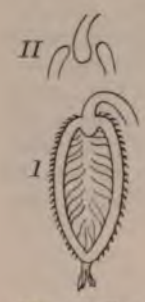


Fig. 129. Frucht von Ecballium Elaterium. *I* im Längsschnitt. *II* oben geöffnet. Nach Hildebrand (1873).

In der Mehrzahl der Fälle freilich kommt die Spannung in der Tat so zustande, wie Hildebrand es bei Ecballium vermutet hat, also durch das verschiedene Ausdehnungsbestreben differenter Zellagen, kurz gesagt durch Gewebespannung. Als erstes Beispiel betrachten wir Impatiens (Eichholz 1885). Der Fruchtknoten ist fünffächerig, die Samen sitzen an der zentralen Placenta. Zur Reifezeit lösen sich die fünf dünnen Scheidewände sowohl von der Placenta wie von der äußeren Fruchtwand los, und letztere trennt sich in fünf Klappen, deren jede vom Ansatz einer Scheidewand bis zu dem der nächsten reicht. An der völlig ausgereiften Frucht genügt nun eine leise Berührung, um eine Isolierung der fünf Klappen herbeizuführen, und jede derselben rollt sich am unteren Ende beginnend plötzlich uhrfederartig ein, stößt dabei an die Samen, und schleudert diese weg. Versucht man die aufgerollte Klappe wieder gerade zu biegen, so bricht sie quer durch, plasmolysiert man sie aber, so hat jeder Widerstand gegen das Zurückbringen in die alte Lage aufgehört. Damit ist schon erwiesen, daß es sich um eine osmotische Erscheinung handelt, und nähere Untersuchung ergibt denn auch, daß eine unter der äußeren Epidermis gelegene Parenchymreihe als Schwellschicht funktioniert, der die inneren Zellmassen als Widerlage dienen. In der intakten Frucht ist demnach die Schwellschicht stark positiv gespannt, sie strebt sich zu verlängern, und sie kann eine Verlängerung nach Isolierung der Klappen leicht ausführen, weil ihre Zellen sehr dehnbare Membranen und einen hohen osmotischen Druck (7,5 Atmosphären) haben. Ob die inneren Schichten

der Wand den gleichen Druck aber weniger dehnbare Membranen besitzen, oder ob auch ihr Turgordruck ein geringerer ist, scheint nicht untersucht zu sein; eine Differenz in der Dehnbarkeit der Membranen genügt ja tatsächlich zur Erzielung des Resultates.

In ihrem Habitus ganz verschieden, im Mechanismus aber mit Impatiens übereinstimmend, verhält sich Cyclanthera pedata (Hildebrand 1873). Der Fruchtknoten dieser Pflanze besteht aus drei Carpellen, aber er bildet nur an einer Verwachsungsnaht derselben eine Placenta aus, die zwei Reihen schief gestellter Samen trägt. Die Stelle, wo die Placenta innen ansitzt, kann man schon äußerlich an der ganz asymmetrischen Frucht (Fig. 130, *I*) erkennen, denn auf dieser Seite ist sie weniger ausgebaucht und nicht mit den großen Stacheln versehen, die sich auf der Gegenseite finden.

I *II*

Fig. 130. Frucht von Cyclanthera explodens. *I* Gesamtansicht. *II* Längsschnitt mit Andeutung der Oeffnungsweise. *p* Placenta. Nach Hildebrand, (1873).

Bei der Reife bricht nun die Fruchtwand, am Gipfel sich spaltend, in zwei Längshälften auseinander, die sich beide nach außen konkav umbiegen, weil in ihnen eine entsprechende — nur umgekehrte — Gewebespannung besteht, wie bei Impatiens. Eigentümliche Vorrichtungen im Innern der Frucht bewirken dann das Ausschleudern der Samen. Die Placenta löst sich von der einen Fruchthälfte, der sie anfangs in ihrer Längsausdehnung angewachsen war, los, bleibt aber in fester Verbindung mit der Spitze der anderen, bauchig gewölbten Fruchthälfte und wird deshalb, wenn diese sich plötzlich zurückkrümmt, in einem großen Bogen rückwärts bewegt (Fig. 130, *II*); dabei lösen sich die Samen von ihr ab und fliegen mit großer Vehemenz durch die Luft.

Aehnliche Spannungen, die zu Bewegungen führen, finden sich nicht nur an Früchten, sondern auch anderwärts in der Pflanze, sie sind vor allem in den Blüten recht verbreitet. Es sei hier nur daran erinnert, wie die Staubgefäße mancher Leguminosen (z. B. Spartium) im Schiffchen gespannt sind, beim Besuch der Blüte durch Insekten losschnellen und ihren Pollen ausschleudern. Näher scheinen diese Erscheinungen von physiologischen Gesichtspunkten aus nicht untersucht zu sein, und so wollen wir auch nicht auf sie eingehen. Dagegen sind die Schleuderbewegungen an den Staubgefäßen der Urticaceen genauer studiert, und sie sollen noch kurz besprochen werden. Die Staubfäden sind in der geöffneten Blüte nach innen eingekrümmt, so daß die Anthere ihre Basis von innen her berührt. Die Konkavseite des Filamentes ist nun in Kompressionsspannung und sucht sich auszudehnen; dies gelingt zunächst nicht, weil Hemmungen vorhanden sind. Auf den ersten Blick sollte man denken, der Kelch einerseits, der Fruchtknoten andrerseits, zwischen die die Anthere eingeklemmt ist, bewirke die Hemmung. Allein, wie Askenasy (1879) zeigte, kann man ein Staubgefäß aus der Blüte herausnehmen, ohne daß die Geradstreckung des Filaments erfolgt. Es ist nämlich die Anthere mit der Basis des Staubfadens verklebt, und erst wenn dieser Widerstand überwunden ist, dehnt sich die Konkavseite aus, und gewöhnlich

öffnet sich bei dem plötzlichen Ruck auch die Anthere und stäubt ihren Pollen aus. Eine Berührung, eine Erwärmung können die Schleuderbewegung fördern, aber sie erfolgt schließlich auch ohne solche Einwirkungen, wenn der Druck groß genug geworden ist. Werden die Filamente plasmolysiert, so hört die Spannung auf; diese beruht also ausschließlich auf dem osmotischen Druck. Die plasmolysierten Fäden setzen aber dem Versuch, sie gerade zu strecken, einen gewissen Widerstand entgegen, wohl weil ihre Konvexseite stärker gewachsen ist, als die konkave; letztere muß also beim Losschnellen auch den aus der größeren Länge der Konvexseite entspringenden Widerstand überwinden.

Es ist des öfteren bei der Einzelbesprechung dieser Beispiele von Schleuderbewegungen darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Ausgleichung der Spannung auch hier gewöhnlich auf eine kleine Berührung, Erschütterung etc. erfolgt, daß sie aber aller Wahrscheinlichkeit nach schließlich, d. h. wenn die Spannung eine gewisse Größe erreicht, auch ohne solche Anstöße eintritt. Zu beweisen ist das freilich schwer, denn offenbar genügen, je mehr das Organ sich der Reife nähert, immer kleinere Anstöße, schließlich also auch solche, die bei jeder Beobachtung unvermeidlich sind. Die Bedeutung dieser Anstöße bleibt jetzt noch zu diskutieren.

Wir haben ja schon oft von „Anstößen" gesprochen, und wir haben gesehen, daß durch sie außerordentlich häufig im Organismus aufgespeicherte Energie in Tätigkeit gesetzt wird; wir sagten dann, der Anstoß wirkt auslösend, oder er wirkt als Reiz. Bei Besprechung der pflanzlichen Gestaltung haben wir speziell auch eine derartige auslösende Wirkung einer Berührung, eines Kontaktes, gesehen, und wir werden in Vorlesung 38 eine Menge von Bewegungserscheinungen kennen lernen, die durch Berührung ausgelöst werden. Es frägt sich nun, haben wir die besprochenen Schleuderbewegungen etwa diesen später zu behandelnden Reizbewegungen anzuschließen, oder sind sie zu einer anderen Kategorie von pflanzlichen Bewegungen zu zählen, zu den „autonomen" Bewegungen?

Von autonomen Bewegungen spricht man dann, wenn ein von außen kommender Anstoß (Reiz) nicht nachzuweisen ist, wenn also innere Zustände die Bewegung bedingen (Vorl. 41). Nun ist nach dem oben Gesagten klar, daß die Schleuderbewegungen bei Sporen und saftigen Früchten autonom erfolgen können. Erfolgen sie auf eine Berührung hin, so wird deren nächster Erfolg wahrscheinlich nur in einer lokalen Vermehrung der Spannung bestehen, wie sie sonst bei der Weiterentwicklung des Organes von selbst eintreten würde. Insofern als die Berührung nicht die Kraft für die Schleuderbewegung liefert, haben wir es zweifellos mit einer auslösenden Wirkung, also mit einem Reiz zu tun. Dieser Reiz unterscheidet sich aber doch wesentlich von den sonst in der Pflanze üblichen, so daß man zweifelhaft sein kann, ob die Schleuderbewegungen den Reizbewegungen zuzuzählen sind, oder nicht. Es gibt aber auch Schleuderbewegungen, die typische Reizbewegungen sind, und um den Gegensatz zwischen diesen und den besprochenen in ein helleres Licht zu setzen, wollen wir eine solche jetzt betrachten; wir können das um so mehr, als sich für dieselbe doch kein näherer Anschluß an eine der später zu behandelnden Bewegungen ergibt.

Die in Rede stehende Schleuderbewegung findet sich in der Blüte

der Orchidee Catasetum, deren Bau durch Fig. 131 erläutert wird (Darwin 1877). In *I* ist die ganze Blüte nach Entfernung von fünf Perigonblättern dargestellt; man sieht das einzige erhalten gebliebene Perigonblatt, das große Labellum *l*. Im Zentrum erhebt sich die Säule, an der in der Seitenansicht hauptsächlich zwei große hornartige Anhängsel, die sog. Antennen (*an*) auffallen. Betrachtet man die Säule von vorn (Fig. 131 *II*), so sieht man diese Antennen unter der Basis der mächtigen endständigen Anthere (*a*) ansitzen; wie bei allen Orchideen, sind auch hier die Pollenkörner miteinander vereinigt, und die beiden so entstehenden „Pollinien" sind durch einen Stiel (Stipes, *st*) mit einer Klebscheibe verbunden (Fig. *III*). Die gegenseitige Lage dieser drei Organe ergibt sich aus Fig. *IV*, einem Längsschnitt durch das Säulchen. Man erkennt da, wie die Anthere, an langem Filament (*f*) ansitzend, nach unten umgebogen ist, und man bemerkt, daß der Stipes, der Klebscheibe und Pollinium verbindet, in scharfer Krümmung um einen kleinen Gewebehöcker, das sog. Rostellum, gelegt ist; genauer gesagt, ist der Stipes aus den äußersten Zellagen dieses Rostellum entstanden und hat sich von den tieferen Partien abgelöst. Ebenso ist die Klebscheibe ein Teil des Rostellums; ihre nach hinten gewandte Seite ist allein klebrig.

Fig. 131. *I* Catasetum saccatum. *I* Blüte nach Entfernung von 5 Perigonblättern. *II* Säulchen von vorn. *III* Pollinium und Klebscheibe. *I—III* nach Darwin. *IV* Längsschnitt durch ein Catasetumsäulchen nach der Natur. *a* Anthere, *ant* Antenne, *f* Filament, *K* Klebscheibe, *St* Stiel, *p* Pollinium, *T* Trennungszone der Klebscheibe vom Rostellum, *N* Narbenhöhle, *l* Labellum.

Wird nun eine solche Blüte bei geeigneten Außenbedingungen, zu welchen vor allem eine gewisse Temperatur zu rechnen ist, an einer Antenne leise mit einem Pinsel oder einem Stückchen Holz gerieben, so löst sich Stipes und Klebscheibe vom Rostellum ab; der Stipes streckt sich in seiner Längsrichtung gerade und wirft die Klebscheibe mit Macht nach vorne; diese Bewegung ist so heftig, daß das ganze Pollinium aus der Blüte ausgeschleudert wird und mit der Klebscheibe voran durch die Luft fliegt. Trifft es dabei auf ein Hindernis, so wird es mit der jetzt nach außen gekehrten klebrigen Schicht der Klebscheibe befestigt. — Die biologische Bedeutung dieser Schleuderbewegung ist im großen und ganzen klar; es ist eine der zahlreichen interessanten Einrichtungen, die man bei Orchideen zum Zweck der Pollenübertragung durch Insekten vorfindet. Auf biologische Details haben wir hier nicht einzugehen; uns interessiert

einmal die Art und Weise der Spannung im Stipes, welche ja offenbar die mechanische Ursache der Bewegung ist, andrerseits die Bedeutung der Berührung der Antenne.

Ueber die Natur der Spannung im Stipes liegen nun freilich gar keine Untersuchungen vor, es kann also absolut nicht angegeben werden, woher das Verlängerungsbestreben der Innenseite rührt; es kann auf Quellung, osmotischem Druck oder Wachstum beruhen. Aufgefallen ist uns bei einer Untersuchung des Stipes nur die höchst eigenartige Gestalt seiner Zellen, die für den physiologischen Anatomen ein dankbares Studium abgeben dürfte. Uebrigens ist die Geradestreckung des Stipes in seiner Längsrichtung gar nicht die einzige Bewegung, die an ihm vorgeht; es findet gleichzeitig damit eine Einrollung seiner Ränder nach innen statt, sodaß also am Rand des Stipes die äußeren Teile ein stärkeres Verlängerungsbestreben haben müssen, als die inneren.

Man kann den Stipes nicht nur durch Berührung der Antennen zum Losschnellen veranlassen; dieses erfolgt vielmehr auch nach kräftigem Druck auf den Stipes selbst. Einen solchen Druck können wir den Erschütterungen und Biegungen bei den vorher besprochenen Schleuderbewegungen vergleichen; er führt offenbar zu einer vermehrten Spannung und so zur Ueberwindung des Widerstandes, zur Explosion. Ganz anders das Streichen der Antenne. Hier handelt es sich um einen wirklichen Reiz, und dieser Reiz wird an einer Stelle aufgenommen, die weit von dem Orte der Wirkung entfernt liegt. Es ist vollkommen ausgeschlossen, daß durch das Berühren der Antennenspitze mit einem Pinsel eine mechanische Deformation des Stipes und so eine Vermehrung seiner Spannung erzielt wird. Welches aber die Vorgänge in ihm sind, wie sie sich fortpflanzen und wie sie schließlich zur Ausschleuderung führen, das ist noch vollkommen unbekannt.

Wir werden uns von jetzt an nur noch mit solchen Bewegungen zu beschäftigen haben, die auf einen äußeren Reiz hin an der lebenden Pflanze auftreten. Dieser Reiz kann durch Licht, Wärme, Elektrizität, Schwerkraft oder durch mechanische und chemische Einwirkung von Körpern verursacht werden. Und zwar können wir zweierlei Wirkungen dieser Faktoren unterscheiden, wir können von allgemeinen Reizen und von speziellen Reizen sprechen. Die allgemeinen Reize oder die sog. formalen Bedingungen versetzen die Pflanze erst in den reaktionsfähigen Zustand, in dem Wachstum und Bewegung möglich sind, und in dem allein durch die speziellen Reize Bewegungen erzielt werden können. Zu den allgemeinen Reizen gehört ein gewisses Ausmaß der Temperatur, eine gewisse Menge von Sauerstoff und all den Stoffen, die wir als Nährstoffe bezeichnet haben. Die speziellen Reize wirken dann sehr häufig dadurch, daß sie verschiedene Orte an der Pflanze mit verschiedener Intensität treffen oder dadurch, daß sich ihre Intensität mit der Zeit ändert. Jeder Reiz wirkt, das haben wir schon früher zur Genüge hervorgehoben, nur auslösend. Daß auch die formalen Bedingungen (allgemeine Lebensbedingungen) als Reize wirken, ist nicht immer klar erkannt worden. Es ist aber in der Mehrzahl der Fälle gar nicht möglich, sie anders aufzufassen, ja es fällt oft überhaupt sehr schwer, sie von den speziellen Reizen zu trennen.

Bei gegebenen allgemeinen Reizen führen die speziellen Reize nach einer Anzahl von inneren Vorgängen, die wir bald genauer kennen lernen werden, endlich zu einer Bewegung; diese nennen wir

die Reizreaktion, genauer gesagt, die sichtbare Endreaktion des Reizes. Man sagt der Reiz induziert eine bestimmte Bewegung; man nennt die Bewegung eine induzierte, oder eine paratonische. Bewegungen, die sich äußerlich von den paratonischen nicht unterscheiden, treten uns aber manchmal auch ohne äußere Induktionen entgegen; dann spricht man von autonomen Bewegungen.

Für die Besprechung der Reizbewegungen müssen wir uns nun nach einer passenden Einteilung umsehen. Wir könnten entweder nach der Reizursache gruppieren, also die auf Wärme, Lichtreiz etc. eintretenden Bewegungen nacheinander behandeln, oder wir können die Reaktionsformen oder endlich die biologische Bedeutung der Bewegung in den Vordergrund stellen. Wir wollen die Art der Reaktion in erster Linie berücksichtigen und unterscheiden deshalb zunächst die Reizreaktionen der freibeweglichen Organismen, die erst in den beiden letzten Vorlesungen besprochen werden sollen, von denen der festgewachsenen. Die letzteren können entweder nur ihre Länge ändern, oder sie führen Krümmungen, Drehungen, Windungen aus, wie sie S. 501 in Fig. 119 dargestellt sind. Durch diese Gestaltsveränderungen wird wenigstens ein Teil des Organs in eine andere Lage, an einen anderen Ort, gebracht. Wenn die neue Lage eine Beziehung zur Einwirkungsrichtung des Reizmittels (Schwere, Licht etc.) zeigt, spricht man von Tropismen, wenn aber das Reizmittel überhaupt nicht bestimmt gerichtet ist, oder wenn die Orientierung der Organe keine Beziehung zu seiner Richtung zeigt, sondern nur von der Pflanze selbst bestimmt wird, dann haben wir es mit Nastieen zu tun. Wir behandeln zuerst die Richtungsbewegungen (Tropismen), dann die Krümmungsbewegungen (Nastieen), und werden in jedem Einzelfall zu untersuchen haben, ob sie durch Wachstum oder durch Turgor zustande kommen.

Literatur zu Vorlesung 33.

Askenasy. 1879. Verhdl. naturw. Verein Heidelberg N., S. 2.
de Bary. 1884. Morphologie u. Biologie d. Pilze etc. Leipzig.
Copeland. 1896. Einfl. d. Temperatur u. des Lichtes auf d. Turgor. Diss. Halle.
Correns. 1891. Jahrb. wiss. Bot. **22**, 161.
Darwin. 1877. Die Befruchtung d. Orchideen.
Dutrochet. 1837. Mém. pour servir à l'histoire des végétaux etc. Paris. I, 451.
Eichholz. 1885. Jahrb. wiss. Bot. **17**, 543.
Fischer, H. 1898. Cohns Beitr. z. Biologie **8**, 53.
Hildebrand. 1873. Jahrb. f. wiss. Botanik **9**, 235.
— 1900. Ber. D. bot. Ges. **18**, 376.
Pfeffer. 1892. Energetik. (Abh. K. Ges. d. Wiss. Leipzig **18**.)
— 1893. Druck- u. Arbeitsleistung, ibid. **20**.
Pringsheim. 1858. Jahrb. wiss. Bot. **1**, 189.
Rysselberghe. 1899. Mém. couron. Acad. belg. in 8° **28**, 1.
Schwendener u. Krabbe. 1893. Jahrb. wiss. Bot. **25**, 323.
Stange. 1892. Bot. Ztg. **50**, 253.
de Vries. 1877. Unters. über die mech. Ursachen d. Zellstreckung. Leipzig.

Vorlesung 34.

Geotropismus I.

Es ist eine Erfahrungstatsache, zu deren Konstatierung es keiner botanischen Kenntnisse bedarf, daß die Pflanzenorgane eine bestimmte Richtung im Raum einnehmen. Die Stämme eines Tannenwaldes stehen exakt lotrecht und demnach untereinander parallel; ihre Aeste und Zweige stehen ebenfalls gesetzmäßig, doch läßt sich deren Lage nicht allein durch den Winkel bezeichnen, den sie mit der Lotlinie bilden, da die offenbaren Beziehungen zu ihrer jeweiligen Hauptachse hiermit nicht ausgedrückt werden. Betrachten wir statt eines Tannenbaumes eine Keimpflanze, so vereinfacht sich offenbar das Problem, denn hier sind, zunächst wenigstens, nur Organe vorhanden, die sich in die Lotlinie einstellen. Zugleich aber bemerken wir hier leichter als an einem Baum das total verschiedene Verhalten der Wurzel und des Stammes. Beide stehen in der Lotlinie, aber der Stamm verlängert sich in ihr aufwärts, die Wurzel abwärts. Bringen wir die Keimpflanze aus dieser ihrer natürlichen Lage heraus, legen wir sie z. B. horizontal, so sehen wir in beiden Organen eine Krümmung eintreten; die Wurzel krümmt sich abwärts, der Keimsproß aber aufwärts. Da diese Krümmungen nicht an der Stelle ausgeführt werden, wo Sproß und Wurzel zusammenstoßen, vielmehr in der Nähe der Spitze beider Organe, so bleibt ein je nach Umständen verschieden großes Stück der Achse horizontal gerichtet und nur die beiden Enden werden durch die Krümmung in die natürliche Lage zurückgebracht, in der dann auch der weitere Zuwachs erfolgt. Da nun fast jedes Organ der Pflanze eine bestimmte Ruhelage hat und das Bestreben zeigt, in diese zurückzukehren, wenn es gestört worden ist, so müssen wir der Pflanze die Fähigkeit zuschreiben, sich im Raum orientieren zu können; die oft nicht nur in einfachen Krümmungen, sondern auch in Torsionen oder Windungen bestehenden Bewegungen, die zur richtigen, im allgemeinen zweckmäßigen Lage der Glieder im Raum führen, nennen wir Orientierungsbewegungen. Selbstverständlich müssen es bestimmte Eigenschaften des Raumes sein, wie die Verteilung von Licht, Wasser etc. etc., an denen sich die Pflanze orientiert, und die Pflanze muß irgend welche Sinnesorgane besitzen, mit Hilfe derer sie Eindrücke von diesen Eigenschaften der Außenwelt aufnehmen kann.

Sehr häufig ist nun die Orientierung eines Organes von mehreren Faktoren zusammen abhängig, in den einfachen Fällen aber, von denen wir ausgingen, in der sich abwärts krümmenden Wurzel, in dem nach oben sich krümmenden Sprosse ist nur eine einzige Kraft beteiligt, oder braucht wenigstens nur eine einzige Kraft beteiligt zu sein, nämlich die Schwere. Daß wirklich die Schwerkaft den aufrechten Wuchs der Hauptachse und Hauptwurzel bedingt, ergibt eigentlich schon die direkte Beobachtung, die zeigt, daß diese Organe auf unserer ganzen Erdkugel in der gleichen Weise orientiert sind, eben in der Richtung der Erdradien; denn außer der Schwerkraft kennen wir keine überall gegebene, in der Radiusrichtung wirkende Kraft. Doch nicht auf Grund dieses Gedankengangs, sondern durch die Versuche von Knight (1806) und Sachs (1874) hat sich in unserer

Wissenschaft diese Erkenntnis Bahn gebrochen. KNIGHTS Versuche beruhen auf folgender Ueberlegung: Offenbar kann die Schwerkraft nur dann die Wurzel zum Abwärtswachsen, den Stamm zum Aufwärtswachsen veranlassen, wenn der Same in Ruhe und in derselben relativen Lage zur Richtung der Erdanziehung verbleibt; deshalb vermutet KNIGHT, „daß eine solche Beeinflussung durch stetigen und schnellen Wechsel der Lage des keimenden Samens aufgehoben werden könne, und daß man ferner in der Lage wäre, durch das Mittel der Zentrifugalkraft eine Gegenwirkung auszuüben".

Er befestigte also am Rand eines Rades eine Anzahl von keimenden Samen in möglichst verschiedenen Lagen, so daß die austretenden Wurzeln nach außen, nach innen und zur Seite hervorwachsen mußten und ließ dieses Rad um eine horizontale Achse rotieren. Da er aber dem Rad eine sehr ansehnliche Geschwindigkeit erteilte, so wurde nicht nur die einseitige Wirkung der Schwerkraft ausgeschlossen, sondern gleichzeitig eine recht beträchtliche Zentrifugalkraft erzeugt, die nun ihrerseits die Keimlinge beeinflußte. „Ich hatte" — so schreibt KNIGHT — „denn auch bald das Vergnügen, zu beobachten, daß die Würzelchen, in welcher Richtung sie auch nach der jeweiligen Stellung der Samen hervortreten, ihre Spitzen vom Radkranze nach außen kehrten und bei weiterem Wachstum bald einen rechten Winkel mit der Radachse bildeten. Die jungen Stengel jedoch wuchsen nach der entgegengesetzten Richtung, und in einigen Tagen waren alle ihre Spitzen im Mittelpunkt des Rades vereinigt." Die Keimpflanzen wurden also in diesem Versuch durch die Zentrifugalkraft in ganz derselben Weise beeinflußt, wie in der Natur durch die Schwerkraft.

In einem anderen Experiment ließ KNIGHT Schwerkraft und Zentrifugalkraft gleichzeitig, aber in verschiedener Richtung auf die Keimlinge einwirken. Die Pflanzen waren auf einer horizontalen Scheibe befestigt, die um eine vertikale Achse rotierte, und wenn nun der Abstand der Pflanzen vom Zentrum und die Rotationsgeschwindigkeit so gewählt wurden, daß der mechanische Effekt von Schwerkraft und Zentrifugalkraft gleich war, dann wuchsen die Wurzeln nach außen und unter 45° nach unten, die Stengel nach innen und unter dem gleichen Winkel nach oben; wurde aber die Rotation gesteigert, so nahmen die Keimachsen immer mehr eine der Horizontalen sich nähernde Lage an. Daraus muß man schließen, daß die Pflanze zwischen Schwerkraft und Zentrifugalkraft keinen Unterschied zu machen versteht, daß man also eine durch die andere ersetzen kann. Beide Kräfte aber haben das miteinander gemein, daß sie den Körpern eine Massenbeschleunigung erteilen.

Eine sehr wesentliche Ergänzung zu den KNIGHT'schen Fundamentalversuchen brachten dann erst sehr viel später (1874) die Experimente von SACHS. Hier wurden die Pflanzen wie im ersten KNIGHTschen Versuche an der horizontalen Achse gedreht, aber die Geschwindigkeit der Umdrehung wurde sehr gering gewählt, nämlich so, daß eine Umdrehung in 10—20 Minuten erfolgte. Diese Geschwindigkeit ist so klein, daß nennenswerte Zentrifugalkräfte nicht entwickelt werden; da aber durch die fortwährende Drehung jede einseitige Schwerewirkung eliminiert ist, so wachsen Wurzeln und Sprosse in jeder beliebigen Richtung, die man ihnen zu Anfang gegeben hat, weiter. Da also durch diesen Apparat das Krümmen (*κλίνειν*) der Pflanzen sistiert wird, so nannte ihn SACHS (1879) „Klinostat".

Unsere Figur 132 zeigt einen solchen Apparat in Tätigkeit. Ein Uhrwerk dreht die horizontale Achse, an der sich die Pflanze befindet; auf die Einrichtungen, welche verschiedene Rotationsgeschwindigkeiten zu erzielen erlauben, haben wir hier nicht einzugehen.

Die Orientierungsbewegungen der Pflanze nennt man auch „tropistische" Bewegungen; die Befähigung der Pflanze zu solchen heißt „Tropismus" (vgl. S. 529). Je nach dem äußeren Anlaß unterscheidet man dann ferner tropistische Bewegungen durch Schwerkraft, Licht etc. oder einen Geotropismus, Phototropismus etc. Heute also haben wir es mit dem Geotropismus zu tun, und aus dem Gesagten ist schon zu

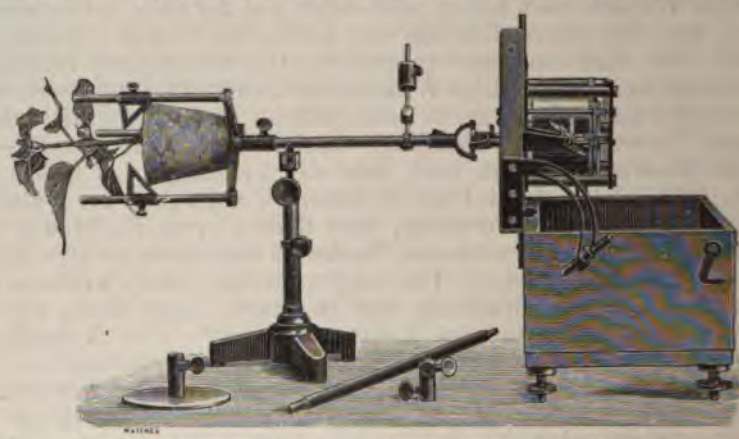


Fig. 132. Klinostat nach Pfeffer. Ausgeführt von Mechaniker Albrecht in Tübingen.

entnehmen, daß es zweierlei Geotropismus gibt. Positiv geotropisch nennen wir die Wurzeln und alle anderen Organe, deren Wachstum von der Schwerkraft nach dem Erdzentrum zu gerichtet wird, negativ geotropisch aber die Sprosse und die anderen Pflanzenteile, die gerade entgegengesetzt, also in der Richtung der Radien von der Erde weg wachsen. Wenn auch Wurzel und Sproß die charakteristischen Typen für die beiden Formen von Geotropismus sind, so wäre es doch ganz verkehrt zu glauben, die Art der geotropischen Reaktion richte sich nach der morphologischen Beschaffenheit des Organs. Sie richtet sich vielmehr nach den Bedürfnissen der Pflanze, und so finden wir denn auch Wurzeln, die negativ geotropisch sind und aus dem Boden herauswachsen (Atemwurzeln der Palmen etc.; Karsten 1890), andrerseits positiv geotropische Sprosse, die in den Boden eindringen, oder wenigstens abwärts wachsen (Rhizome von Yucca, Cordyline, manche Blütenstiele nach der Bestäubung etc.). Auch ist die Art des Geotropismus nicht eine ein für alle Male gegeben, sondern es kann, wie wir später sehen werden, ein positiv geotropisches Organ negativ geotropisch werden oder andere Formen des Geotropismus annehmen, von denen jetzt noch nicht gesprochen werden kann. Im übrigen ist aber der Geotropismus im Pflanzenreich eine weit verbreitete Eigenschaft; er findet sich nicht nur bei den höchsten Pflanzen, sondern auch bei Moosen, Algen und Pilzen; er ist nicht an die vielzellige Gewebestruktur gebunden, sondern er tritt auch bei einzelligen Or-

ganen (Internodien von Nitella, Wurzelhaare von Chara) und an einzelligen Organismen (Mucor, Phycomyces) auf. Doch fehlt es nicht an Pflanzen, die gar nicht geotropisch sind, wie z. B. die Mistel und gewiß viele Algen.

Unsere nächste Aufgabe muß es nun sein, den Vorgang der geotropischen Krümmung näher zu verfolgen. Daß dieselbe auf einer ungleichen Länge der antagonistischen Seiten beruht, ist selbstverständlich, wie diese aber entsteht, das kann man der Krümmung selbst nicht ansehen. Eine Krümmung kann ja — wie wir in der vorigen Vorlesung gesehen haben — ebenso durch Turgor wie durch Wachstum zustande kommen. Tatsächlich treten denn auch bei geotropischen Krümmungen beiderlei Modi auf, allein die Krümmung durch Turgorveränderung findet sich nur in Organen, die wir heute noch nicht zu betrachten haben, und so beschränken wir uns zunächst auf die Wachstumskrümmungen, die wir an einigen Beispielen zu erläutern versuchen. Wir wählen dazu vielzellige Organe, weil für einzellige keine genaueren Angaben vorliegen, wie denn überhaupt die geotropischen Krümmungen weit häufiger zur Aufstellung von Theorien, als zur Anstellung exakter Beobachtungen gedient haben. Fast alles, was an letzteren existiert, verdanken wir Sachs. Uebrigens liegt kein Grund vor, Differenzen zwischen einzelligen und vielzelligen Organen zu vermuten.

Wir beginnen mit der geotropischen Krümmung einer Hauptwurzel, die wir uns ebenso wie die anderen, später zu behandelnden Organe zunächst horizontal gelegt denken. „Fig. 133 (Sachs 1873) stellt die verschiedenen Krümmungszustände einer hinter einer Glimmerwand in sehr lockerer Erde bei 20° C. wachsenden Wurzel von Vicia faba dar. Die wachsende Region (vgl. S. 352) ist vom Vegetationspunkt aus in fünf Zonen von je 2 mm Länge eingeteilt; wir nennen diese I (zwischen Marke *0* und *1*), II, III, IV und V; ein Papierindex (schraffiertes Dreieck) zeigt mit seiner Spitze auf die Marke *0* (*A*). In *B* ist dieselbe Wurzel eine Stunde später anscheinend noch ganz gerade, aber bereits um etwa 1,6 mm verlängert, wie die Verschiebung der Marke *0* zeigt; in *C* erscheint die Wurzel nach 2 Stunden noch mehr verlängert und deutlich gekrümmt; die Krümmung hat jetzt, wie man sich mit Hilfe eines durchsichtigen Glimmerplättchens mit eingeritzten Kreisen überzeugt, die Form eines Kreisbogen von ca. 15 mm Radius oder ist doch von einem solchen nicht zu unterscheiden. *D* zeigt uns dieselbe Wurzel sieben Stunden nach Beginn des Versuches; jetzt sind bereits die Marken *1*, *2* bei dem Index vorbeigewandert, die

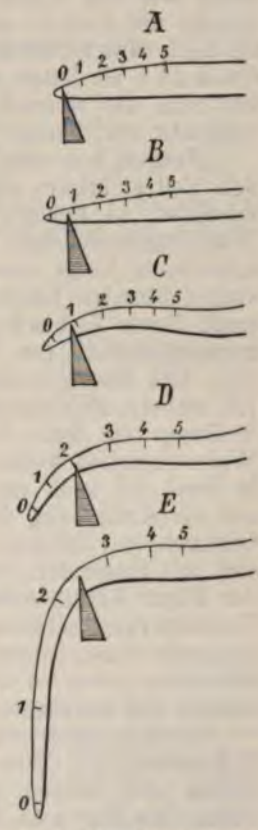


Fig. 133. Geotropische Krümmung einer Wurzel. Nach Sachs. Aus Detmers kl. physiol. Praktikum 1903, Jena.

Wurzel also um mehr[1]) als 4 mm gewachsen, und die Partialzuwachse, auf der konvexen Seite gemessen, sind:

	(Basis)				(Spitze)	
Zonen	V	IV	III	II	I	Sa.
Zuwachse in mm	0,4	1,0	1,8	0,8	0,2	4,2

Die Krümmung ist jetzt verstärkt, der Krümmungsradius der Konvexität, der bei *C* 15 mm betrug, ist bei *D* nur 10 mm; auch jetzt noch gleicht die Krümmung einem Kreisbogen, der alle wachsenden Teile bis Marke *5* umfaßt, doch sind wahrscheinlich die Zonen II und III stärker gekrümmt als I, IV, V. *E* ist das Bild der Wurzel nach 23 Stunden; die Krümmung hat jetzt zwei Veränderungen erfahren; sie ist erstens nicht mehr ein Kreisbogen, sondern ihre Biegung ist zwischen den Marken *2* und *3* stärker als vorn und hinten; zweitens aber ist der Krümmungsradius zwischen den Marken *2* und *3* noch kleiner als vorhin, ca. 8 mm; in dem Zustand *D* war die Spitze der Wurzel ungefähr 45° gegen den Horizont geneigt, jetzt in *E* ist sie schon senkrecht; man sieht, daß es vorwiegend, aber nicht allein, die Krümmung und das Wachstum der Zone III (zwischen *2* und *3*) ist, durch welche die Zone II und I abwärts gerichtet worden sind. In Zone II ist noch eine Krümmung vorhanden, die gegen Marke *1* hin abnimmt, die Zone I ist kaum merklich gekrümmt. Von Marke *3* bis zur Spitze hat also die Wurzel nahezu die Form einer Parabel, deren Scheitel ungefähr bei 3 liegt" (Sachs 1873 b, S. 440).

Fragen wir nun, warum die im Zustand *D* im ganzen wachsenden Teil sichtbare Krümmung nicht in allen Zonen gleichmäßig fortschreitet, so müssen wir den Grund dafür in der verschiedenen Wachstumsintensität der einzelnen Zonen einerseits und in der verschiedenen Lage derselben andrerseits suchen. Zone IV ist ja nach sieben Stunden beträchtlich weniger gewachsen als III, und V dürfte nach dieser Zeit schon ganz ausgewachsen sein; damit ist die Krümmungsfähigkeit von V erloschen, die von IV geschwächt gegenüber III. Die Zonen I und II aber, die mit der Zeit stärker wachsen als III, nähern sich schon frühzeitig der Vertikalen, gelangen also in eine Stellung, wo kein Krümmungsreiz mehr auf sie einwirken kann. Wahrscheinlich kommt aber für die Lokalisierung der Hauptkrümmung in Zone III noch ein besonderer Umstand in Betracht, nämlich ein auf die Krümmung folgendes Bestreben der Geradestreckung, das an Organen mit längerer Wachstumszone, als sie die Wurzeln haben, sich mit Sicherheit nachweisen läßt. In Zone I dürfte freilich die in der Figur hervortretende Geradstreckung z. T. auch auf der starken Verlängerung beruhen; denn ein bogenförmig gekrümmtes Organ muß sich, wie eine einfache geometrische Ueberlegung zeigt, immer mehr abflachen, wenn es sich bei fernerem Wachstum auf der Konkavseite ebenso viel verlängert als auf der Konvexseite.

Unsere bisherigen Ausführungen zeigen also, daß die geotropische Krümmung der Wurzel auf die Wachstumszone beschränkt ist, sie geben aber keinen Aufschluß über den näheren Verlauf des Wachstums. Es liegen in dieser Beziehung im wesentlichen etwa die folgenden Möglichkeiten vor:

1. Das Wachstum verläuft auf einer Seite mit derselben Geschwindigkeit wie bisher:

[1]) Das schraffierte Dreieck in Fig. *D* sollte etwas mehr rechts stehen.

a) Diese Seite ist die Konkavseite; auf der Konvexseite muß also eine Steigerung des Wachstums eintreten.
b) Diese Seite ist die Konvexseite; auf der Konkavseite muß eine Verlangsamung des Wachstums eintreten.

2. Das Wachstum ändert sich an beiden Seiten:
Es nimmt auf der Konkavseite ab, auf der Konvexseite zu.

Im zweiten Fall kann z. B. die Abnahme des Wachstums auf der einen Seite gerade so groß sein, wie die Zunahme auf der anderen Seite, dann ändert sich also die Wachstumsgeschwindigkeit in der Achse (Mittellinie) der Wurzel, die gleich weit von der konkaven wie von der konvexen Seite liegt, gar nicht; im ersten Fall aber muß sich das Wachstum dieser Mittellinie stets ändern, es tritt eine Beschleunigung bei a, eine Hemmung bei b ein. Um über diese Fragen Klarheit zu erhalten, hat Sachs (1873b) an Wurzeln, die im Verlauf einiger Stunden eine geotropische Krümmung ausgeführt hatten, den Zuwachs an der Konkav- und Konvexseite gemessen und den Zuwachs der Mittellinie berechnet; zum Vergleich wurden auch Messungen an einer lotrecht gestellten Wurzel gemacht. Die Zusammenstellung der vier Versuche gibt folgendes Resultat:

		Konvexseite	Konkavseite	Mittellinie	Gerade Wurzel
Zuwachs in 4 Zonen	Wurzel Nr. 1	10,8	6,1	8,4	10,5
	„ Nr. 2	8,7	5,3	7,0	8,5
Zuwachs in 3 Zonen	„ Nr. 3	5,8	2,8	4,3	5,5
	„ Nr. 4	6,7	4,2	5,5	6,0
		32,0	18,4	25,2	30,5

Die Tabelle zeigt, daß die Krümmung hier im Mittel und in jedem Einzelfall durch eine kleine Beschleunigung des Wachstums auf der Konvexseite und eine sehr bedeutende Retardation auf der Konkavseite zustande kommt; das Wachstum der Mittellinie ist also viel geringer als bei der normal wachsenden Wurzel.

Die negativ geotropische Krümmung eines Stengels (Sachs 1888) vergegenwärtigt die Fig. 134. Die wachstumsfähige Strecke ist hier ungefähr 50 cm lang; durch Tuschestriche ist sie in fünf Zonen geteilt, von denen die vier untersten (5—2) je 100 mm, die oberste (1) aber nur 50 mm lang ist. Um 12 Uhr wurde der Stengel horizontal gelegt (*a*). Nach $3^1/_4$ Stunden (*b*) ist in allen Zonen eine Krümmung eingetreten; am stärksten (rad = 16 cm) ist sie in der stärkstwachsenden Zone *1*; am schwächsten in der langsamst wachsenden Zone *5*. Nach $5^1/_2$ Stunden (*c*) hat die Krümmung besonders in Zone *3* und *4* zugenommen, während Zone *1*, die schon über die Vertikale hinaus gekrümmt ist,

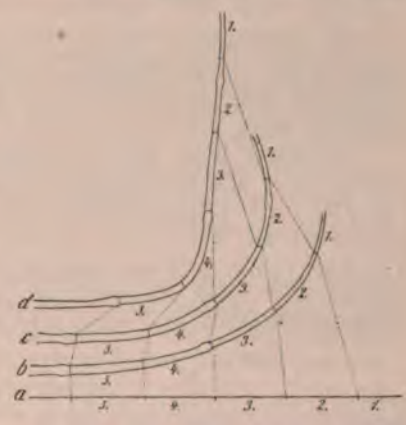
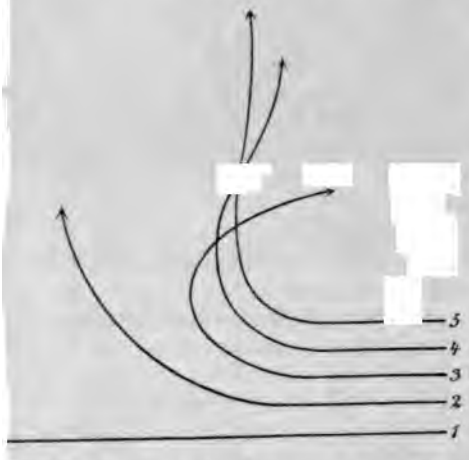


Fig. 134. Cephalaria procera. *a* Stengel 12 Uhr horizontal gelegt, mit Marken versehen; Zone *5*, *4*, *3*, und *2* je 10 cm lang, Zone *1* 5 cm lang. *b* derselbe Stengel $3^1/_4$ Stunden später als *a*. *c* derselbe Stengel $2^1/_4$ Stunden später als *b*. *d* derselbe Stengel 16 Stunden später als *c*. Nach Sachs 1888. Stark verkleinert, etwa $^1/_{10}$ nat. Gr.

gerade zu strecken. Nach 22 Stunden (*d*) endlich ist
ziemlich gerade gestreckt und die Hauptkrümmung mit 7 cm
s liegt an der Basis von *4* und an der Spitze von *5*. — Zwei
neinungen sind also bei diesem Vorgang bemerkenswert. Erstens
Verschiebung der stärksten Krümmung von der Zone maximalen
achses, nahe der Spitze, wo sie auftritt, nach der letzten eben
wachsenden Zone an der Basis, und zweitens die Ueberkrümmung der Gipfelteile, die sowohl durch Nachwirkung der geotropischen Reizung als auch durch das basale Fortschreiten der Krümmung zustande kommen muß. Diese Ueberkrümmung tritt nicht selten noch sehr viel auffälliger zutage, so z. B. in unserer Fig. 135; sie wird aber bald wieder rückgängig gemacht, weil ein erneuter geotropischer Reiz eine Krümmung in entgegengesetztem Sinne herbeiführt und ferner noch aus anderen, später zu besprechenden, übrigens S. 534 schon angedeuteten Gründen.



g. 135. Geotropische Krümmung von Allium rpureum in verschiedenen Stadien (*1*—*5*). Nach 1882; Vorlesungen, S. 839.

Das Endresultat ist also immer, daß eine definitive Krümmung basal, an der Grenze zwischen den ausgewachsenen und den wachsenden Teilen, bestehen bleibt, und daß der ganze Gipfelteil völlig gerade gestreckt wird.

Um auch über die Wachstumsverteilung orientiert zu sein, entnehmen wir den Sachsschen Angaben über den Cephalariasproß der Fig. 134 noch folgende Zahlenwerte. Es bedeutet U die Längenzunahme auf der Unterseite; O auf der Oberseite; beide sind in Millimetern gegeben, und es ist zu beachten, daß die oberste Zone anfangs nur halb so groß ist wie die anderen; R bedeutet den Krümmungsradius in Zentimetern:

	Zone 5			Zone 4			Zone 3			Zone 2			Zone 1		
	U.	O.	R.	U.	O.	R.	U.	O.	R.	U.	O.	R.	U.	O.	R.
Lage b	1,2	0,0	47	1,5	0,0	40	4,3	0,4	30	4,1	1,6	21	3,0	0,0	16
Lage c	1,5	0,0	46	4,5	0,0	18	6,0	1,0	15	5,0	1,3	18	4,4	1,3	17
Lage d	10,0	—1,0	7	9,5	3,0	7	15,0	15,0	∞	15,0	13,6	∞	5,0	4,0	∞

Da Angaben über das Wachstum eines ungekrümmten Vergleichsexemplars fehlen, so läßt sich hier nicht sagen, ob, wie bei den Wurzeln, im ganzen eine Verlangsamung des Wachstums eingetreten ist (gemessen an der Mittellinie), und man kann nur feststellen, daß während der Krümmung an der Konkavseite das Wachstum oft ganz still steht, oder daß gar daselbst ein absoluter Größenrückgang eintritt. Verallgemeinern darf man aber diese Resultate nicht, denn es findet sowohl in unserem Objekt wie anderwärts auch auf der Konkav-

seite Wachstum statt, und die Hauptsache bleibt die Wachstumsdifferenz der beiden Seiten. Um ein anderes Beispiel anzuführen, zitieren wir noch die Messungen von Noll (1888), der bei Hippuris in 12 Stunden an der geotropischen Krümmung unten eine Verlängerung von 5 mm, oben eine von 0,25 mm konstatierte, woraus sich das Wachstum der Mittelzone zu 2,6 mm ergab. Vergleicht man damit dasjenige eines aufrechten Hippurissprosses, so findet man bei diesem nur einen Zuwachs von 1 mm; es ist also hier das Wachstum während der Krümmung ein beschleunigtes, nicht wie bei den Wurzeln ein verlangsamtes.

Die Wachstumsdifferenz zwischen Ober- und Unterseite macht sich nun aber nicht nur am intakten Pflanzenteil geltend; bei Stengeln wenigstens kann man Krümmungen auch an einzelnen ausgeschnittenen Teilen konstatieren, während die Wurzel durch Verwundung meist für längere Zeit gegen die Schwerkraft unempfindlich wird. Daß nun einzelne quer abgeschnittene Stengelstücke sich noch geotropisch krümmen können, ist wenig auffallend; merkwürdig ist aber das Verhalten von längsgespaltenen Pflanzenteilen. Werden z. B. Stengel längshalbiert, so muß wegen der früher schon besprochenen Gewebespannung eine Auswärtskrümmung beider Längshälften eintreten; werden diese dann so gelegt, daß die eine Längshälfte ihre Epidermis nach oben, die andere nach unten kehrt, während die Schnittflächen des gerade gedachten Markes horizontal liegen, so wirkt der Geotropismus auf jede Hälfte gesondert ein und erzeugt in ihr eine Wachstumsdifferenz zwischen den nach oben und nach unten liegenden Teilen; es wird also in der oberen Längshälfte das Wachstum des Markes beschleunigt, die Epidermis verkürzt, in der unteren wird die Epidermis verlängert und das Mark wächst weniger als in der oberen Längshälfte. Die Gewebespannung läßt aber hier die geotropische Reaktion nicht rein zur Erscheinung kommen. Macht man dagegen den gleichen Versuch mit Grasknoten, d. h. polsterartig verdickten Basalteilen der Blattscheide der Gramineen, denen eine derartige Gewebespannung fehlt, so kann man geotropische Krümmungen an der oberen wie an der unteren Längshälfte mit Leichtigkeit konstatieren; es macht sich kein Unterschied geltend, welche Seite auch nach oben gewendet ist. De Vries (1880) zeigte, daß sogar die in vier Längsteile gespaltenen Polster noch vorzüglich geotropisch reagieren.

Die Grasknoten erregen unser Interesse auch noch aus einem anderen Grunde. Bei den bisher besprochenen Objekten hängt die geotropische Krümmung vom Längenwachstum ab; wo dieses erloschen ist, findet keine Krümmung statt. Wenigstens haben das alle Autoren, die sich mit der Frage beschäftigten, so gefunden, mit Ausnahme von Kohl (1894), der indes den Beweis für seine gegenteilige Angabe schuldig geblieben ist. Die Knoten der Gramineen aber sind Organe, die auch in völlig ausgewachsenem Zustande geotropische Krümmungen ausführen können, da sie durch jede Veränderung, die sie aus der geotropischen Ruhelage bringt, zu neuem Wachstum veranlaßt werden. Bei der Krümmung erfährt die Unterseite eine sehr starke Verlängerung; sie wird in kurzer Zeit doppelt bis fünffach so lang als zuvor, während die Oberseite mit Gewalt komprimiert wird, und schon äußerlich die Folgen der Kompression durch Falten anzeigt. Einige Zahlen (Sachs 1872, 206) mögen das näher illustrieren:

Cinquantino Mays Länge der Knoten in mm	Oberseite	Unterseite	Obers.	Unters.	Obers.	Unters.
vor der Krümmung	4,3	4,1	4,0	5,0	5,0	5,0
nach der „	2,5	9,0	3,0	11,0	4,5	12,5
Veränderung	−1,8	+4,9	−1,0	+6,0	−0,5	+7,5

Es ist aber neuerdings von verschiedenen Seiten darauf hingewiesen worden, daß nicht nur bei den Grasknoten (und verwandten Gebilden) Krümmungen an „ausgewachsenen" Teilen zustande kommen, wenn sie geotropisch gereizt werden. Auch die mit Dickenwachstum versehenen Zweige unserer Bäume können an mehrjährigen verholzten Stellen geotropische Krümmungen ausführen, zu denen Pflanzen ohne sekundäres Dickenwachstum, z. B. die Palmen, nicht befähigt zu sein scheinen. Es ist zu vermuten, daß die Krümmungen hier darauf beruhen, daß die aus dem Cambium hervorgehenden Elemente auf beiden Seiten verschiedene Länge annehmen. Eingehende Untersuchungen liegen aber nicht vor. (Vgl. Meischke 1899, Jost 1901, Baranetzki 1901.)

In allen genauer studierten Fällen ist also die nächste Ursache der Krümmung eine Differenz im Längenwachstum gegenüberliegender Seiten. Wie gewöhnlich, so geht auch hier dem Flächenwachstum der Membranen eine Dehnung durch Turgor voraus, die dann allmählich durch Wachstum fixiert wird. Plasmolysiert man ein Organ beim Beginn der geotropischen Krümmung, so streckt es sich demnach wieder gerade; späterhin aber ist die Krümmung eine bleibende. Die Turgordehnung ist auf den beiden antagonistischen Seiten ungleich groß. Diese Differenz könnte nun daher rühren, daß der osmotische Druck auf der Konvexseite zu-, auf der Konkavseite abnähme. Das ist aber keineswegs der Fall; vielmehr scheint der Druck auf der Konkavseite unverändert zu bleiben, auf der Konvexseite aber während der Krümmung abzunehmen. Da die Wachstumsgeschwindigkeit der Zellhaut nicht direkt von der Größe des osmotischen Druckes abhängt, wohl aber dieser häufig von der Volumzunahme der Zelle, so ist an diesem Resultat nichts besonders Auffallendes. Die ungleiche Turgordehnung der beiden Seiten muß also mit einer Veränderung der Dehnbarkeit der Zellhäute zusammenhängen. Daß wir über die Ursachen derselben, wie überhaupt über die Wachstumsmechanik der Zellwand nichts Zuverlässiges wissen, ist schon bei früherer Gelegenheit gesagt worden. Wir wollen deshalb hier nicht noch einmal auf diese Streitfragen eingehen, obwohl die geotropischen Krümmungen nicht selten Veranlassung zu Auseinandersetzungen über die Wachstumsmechanik der Zellhaut gegeben haben. Leider gestatten die Messungen an den sich krümmenden Organen oft nicht einmal mit Sicherheit festzustellen, ob die Konkavseite, die Konvexseite oder beide „aktiv" an der Krümmung beteiligt sind. In manchen Fällen, nämlich dann, wenn die Konkavseite sich direkt verkürzt, kann freilich kein Zweifel herrschen, daß ihr Verhalten ein passives und nur die Folge der starken Dehnung der Konvexseite sowie des Widerstandes zentraler Partien ist; wird, wie bei Gramineenknoten, die Konkavseite in Falten gelegt, so tritt ihre Passivität bei der Krümmung auch äußerlich sichtbar hervor. Sie muß sich aber nicht in allen Fällen so verhalten. Erfahrungen von Sachs (1873a), die durch Isolierung einzelner Gewebe während der Krümmung gewonnen wurden, zeigen ferner, daß die zentralen Partien (das Mark der Stengel) an der Krümmung nicht direkt beteiligt sind;

dies gilt freilich nur für die intakte Pflanze und nicht für die Seite 537 erwähnten längszerspaltenen Internodien.

Halten wir fest, daß die Krümmung im allgemeinen auf ungleichem Wachstum opponierter Seiten beruht, daß bei positivem Geotropismus eine erdwärts gekehrte Seite im Wachstum gehemmt, eine zenithwärts stehende aber gefördert wird, und daß bei negativem Geotropismus die Wachstumsverteilung die umgekehrte ist, dann müssen wir die Frage aufwerfen: „Wie kann die Schwerkraft das Wachstum so beeinflussen, und vor allen Dingen, wie kann sie es in verschiedenen Organen gerade in entgegengesetztem Sinn beeinflussen"? Eigentlich haben wir die Frage schon beantwortet, wenn wir den Geotropismus als eine Reizbewegung bezeichneten; denn der Sinn dieser Bezeichnung kann ja offenbar nur der sein, daß wir annehmen, die Schwerkraft spiele bei der Krümmung nur die Rolle des auslösenden Reizes, sie wirke nicht rein mechanisch. In der Tat ist das unsere heutige Auffassung der Sache, und diese ist eigentlich selbstverständlich, wenn man die diametral entgegengesetzte Wirkung derselben äußeren Kraft in positiv und negativ geotropischen Organen ins Auge faßt. Die Geschichte unserer Wissenschaft (vgl. über Geschichte der geotropischen Studien Schober 1899) zeigt aber, daß diese Auffassung erst durch harte Arbeit errungen worden ist und keineswegs von Anfang an selbstverständlich schien. Tatsächlich suchte noch in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts ein Forscher von der Bedeutung wie W. Hofmeister (1863) die Wirkung der Schwerkraft, kurz gesagt, in rein mechanischer Weise zu erklären. Hofmeister schrieb dem krümmungsfähigen Teil der Wurzel einen „weichen" Aggregatzustand zu und ließ die Krümmung durch das Gewicht der Spitze zustande kommen. Auf seine Vorstellung über die negativ geotropische Krümmung wollen wir nicht eingehen; sie hat nur noch historische Bedeutung. Die Theorie von der breiweichen Wurzelspitze hat zwar auch nur historische Bedeutung, sie ist aber auch heute noch sehr lehrreich, denn sie zeigt, wie auch bedeutende Männer unter der Herrschaft einer vorgefaßten Meinung blind gegen die Tatsachen werden, sie mahnt also dazu, den Tatsachen in erster Linie Wert beizulegen, die Theorie nur als das zu nehmen, was sie sein soll, der stets wechselnde Ausdruck der „konzentrierten Erfahrung". Ohne vorgefaßte Meinung hätte ja Hofmeister an jeder beliebigen Wurzel sehen müssen, daß ihre Spitze eher noch sprödem Glas als erwärmtem Siegellack vergleichbar ist. Auch hatte schon Johnson (1828) gezeigt, daß man das Gewicht der Wurzelspitze durch ein Gegengewicht aquilibrieren kann, ohne daß die geotropische Abwärtskrümmung unterbleibt, und 1829 hatte Pinot gefunden, daß die Wurzelspitze bei der geotropischen Krümmung auch in Quecksilber einzudringen vermag, also einen sehr bedeutenden Außendruck überwinden kann. Doch diese Versuche aus älterer Zeit wurden von Hofmeister nicht anerkannt, und erst Frank (1868) gelang es, die verkehrte Auffassung vom passiven Herabsinken der Wurzelspitze zu beseitigen und im wesentlichen die richtige Anschauung anzubahnen, wenn er sagte, daß es sich beim Geotropismus um „eine aktive eigentümliche Kraft handle, die erst durch die Schwerkraft im Innern des Pflanzenteils ausgelöst worden ist." Konsequenter wurde die Wirkung der Schwere als eine auslösende aber erst von Pfeffer (1875, 1893 a) und von Sachs aufgefaßt. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß schon 1824 Dutrochet

von Auslösung gesprochen hatte, freilich aber später wieder andere Vorstellungen entwickelte.

Wenn schon die Abwärtskrümmung der Wurzel mit einer beträchtlichen Arbeitsleistung verbunden sein kann, so ist eine solche bei der geotropischen Aufwärtskrümmung unter allen Umständen nötig, weil es sich ja um die Hebung einer Last handelt, und weil diese zumeist an einem viel größeren Hebelarm wirkt, als bei der Wurzel. Erst in neuester Zeit hat Pfeffer (1893 b) die Arbeitsleistung in den Knoten geotropisch sich krümmender Gräser studiert, und Meischke (1899) hat andere Pflanzen mit derselben Fragestellung untersucht. Es stellte sich heraus, daß die zur Wirkung kommende Energie Werte erreicht, wie man sie auf Grund der S. 521 besprochenen Arbeitsleistung durch Wachstum erwarten konnte. Speziell wurde dann noch gezeigt, daß zur Aufrichtung eines Grashalmes die zur Verfügung stehende Energie tatsächlich nahezu nötig ist, während sich bei anderen geotropischen Krümmungen in der Regel ein großer Energieüberschuß zeigt, der auch noch bei erheblicher Mehrbelastung des Gipfels die Aufrichtung erlaubt. Doch wir können hier nicht in Details eintreten, es genügt uns, zu wissen, daß die bei der Krümmung geleistete Arbeit in gar keinem Verhältnis steht zu der Energie, welche die Schwerkraft liefert. Die Energie für die Bewegung stellt eben die Pflanze selbst in ihren wachsenden Teilen, die Schwerkraft wirkt nur auslösend.

Wenn die Schwerkraft nur durch das Gewicht der bewegten Teile wirkte, so ließe sich ihr Erfolg, die Art und Größe der Krümmung, nach mechanischen Prinzipien bestimmen. Wirkt sie aber als Reiz, so haben wir erst experimentell festzustellen, inwieweit die Krümmung von der Dauer, der Intensität und der Richtung der Kraft abhängt. Auch bei schnell reagierenden Objekten vergeht doch immer geraume Zeit, etwa eine bis $1^1/_2$ Stunden, bis das horizontal gelegte Organ eine eben sichtbare Krümmung aufweist, und diese Reaktionszeit bemißt sich bei anderen Objekten auf viele Stunden. Es ist aber gar nicht nötig, die Pflanzen bis zum Eintritt einer Reaktion zu reizen, es genügt eine kürzere Zeit. Wie Czapek (1898) zeigte, müssen die Sporangienträger von Phycomyces, das Hypokotyl von Beta, die Keimscheide von Avena sativa und Phalaris canariensis nur 15 Minuten lang geotropisch gereizt werden und zeigen dann doch, wenn sie inzwischen vertikal gestellt worden sind oder besser noch auf dem Klinostaten rotiert haben, später eine Krümmung. Wir sehen also eine „Nachwirkung“ der geotropischen Reizung nicht nur eintreten, wenn das Organ während der Krümmung allmählich in seine Ruhelage einrückt (S. 536), sondern auch dann, wenn die Reizung, lange bevor ein äußerlich sichtbarer Erfolg eingetreten war, wieder aufgehoben wird. Das Minimum von Zeit, während deren geotropische Reizung stattfinden muß, wenn eine Krümmung durch Nachwirkung erfolgen soll, nennt man die Präsentationszeit des geotropischen Reizes. Sie ist nirgends geringer als 15′ gefunden worden, beträgt aber bei der Keimwurzel von Zea, Pisum, Lupinus, Cucurbita 20′, beim Epikotyl von Plaseolus 50′, bei anderen Objekten mehrere Stunden. Für den Beginn der Krümmung ist es aber durchaus nicht gleichgültig, wie lange gereizt wird; denn während die 35, 40, 50, 60 Minuten lang in Horizontallage verweilenden Lupinuswurzeln sich auf dem Klinostaten rasch hintereinander krümmen, so daß bei allen

nach 90 Minuten die Reaktion sichtbar ist, dauert es bei nur 20 Minuten lang gereizten Exemplaren 2 bis 3 Stunden, bis eine Krümmung erfolgt. Man wird vermuten dürfen, daß auch eine noch kürzere Reizung, eine Reizung unter der Präsentationszeit, nicht spurlos an der Pflanze vorübergeht, wenn sie auch nicht zu einer sichtbaren Krümmung führt. Tatsächlich liegen denn auch Erfahrungen vor, welche diese Vermutung bestätigen: die Erfahrungen über intermittierende Reize. Legt man z. B. Linsenwurzeln abwechselnd 2 Minuten lang horizontal und 6 Minuten lang vertikal, so tritt nach einiger Zeit eine geotropische Krümmung auf, obwohl jede einzelne Reizung weit unter der Präsentationszeit geblieben ist und demnach für sich allein nicht zur Krümmung geführt haben könnte. Wenn aber die einzelne Reizung ohne jeden Eindruck auf die Pflanze geblieben wäre, so könnte durch Summierung der Einzelreize nicht schließlich die Krümmung folgen. Wir müssen uns vorstellen, daß jeder Reiz, auch der kurz dauernde, zu einer inneren Veränderung in der Pflanze führt, die wir als „Erregung" bezeichnen wollen. Diese Erregung dauert länger an als der Reiz, und deshalb können sich successive Erregungen summieren; erst bei einer gewissen Höhe der Erregung wird dann die „Reaktionsschwelle" überschritten, es tritt Krümmung ein. Eingehende Experimentalstudien müssen uns noch darüber belehren, wie gering schließlich die Zeitdauer für den periodisch wiederkehrenden Reiz sein darf, und wie groß die Pause zwischen den einzelnen Reizen bemessen werden kann. Es steht schon jetzt fest, daß beide Werte eine gewisse Grenze haben. Die Sache ist aber von Wichtigkeit, weil die ganze Theorie des Klinostaten von dem Ausfall dieser Versuche abhängen wird. Ob nämlich auf diesem so viel benutzten Instrument die Pflanzen überhaupt nicht geotropisch gereizt werden, oder ob nur die einzelnen Reize sich gegenseitig aufheben, das wissen wir noch nicht. Czapek vertrat bis vor kurzem[1]) die erstere Anschauung. Man kann sich nach ihm die gleichmäßige Rotation des Klinostaten ersetzt denken durch vier ruckweise Bewegungen, die die Pflanze eine gewisse Zeit lang in jeder der vier Hauptstellungen ihrer Umdrehung verweilen lassen, also „oben", „rechts", „unten" und „links". In jeder Lage muß die Pflanze nach Czapek kürzere Zeit verweilen als ihre Präsentationszeit beträgt; ist diese z. B. 20', so wird es genügen, eine Rotation in 60' ausführen zu lassen; dann bleibt die Pflanze an jedem der vier Punkte 15', also unter der Präsentationszeit, und sie wird demnach nicht gereizt. Nach Noll (1900) aber hätten wir es hier mit einer intermittierenden Reizung zu tun, denn alle 45' käme eine bestimmte Kante für 15' in die gleiche Lage zur Schwerkraft. Zu einer Krümmung kann es freilich auch nach Noll so nicht kommen, weil das Krümmungsbestreben, das z. B. die Lage „oben" erzeugt, in Lage „unten" wieder aufgehoben werden muß etc. Bei vielen Organen ist es nun für den Erfolg ganz gleichgültig, ob auf dem Klinostaten nur die Reaktion oder schon die Reizung unterbleibt; die Knoten der Gräser aber müssen sich offenbar in beiden Fällen ganz verschieden verhalten, sie müssen also eine Entscheidung zwischen beiden Möglichkeiten erlauben. Die Grasknoten werden ja durch Horizontallegen nicht nur zu einer Krümmung, sondern auch zu erneutem Wachstum veranlaßt; bringt man sie nun auf den Klino-

[1]) Vgl. Czapek (1902), 468.

staten, so fangen sie auch da an zu wachsen (Elfving 1884), aber dieses Wachstum erfolgt naturgemäß allseits gleich. Das Verhalten der Grasknoten scheint zu beweisen[1]), daß die Klinostatenbewegung nur die geotropische Krümmung, nicht die geotropische Reizung verhindert. Wenn dieser Schluß richtig ist, dann müßte sich freilich eine Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit auf dem Klinostaten überall da nachweisen lassen, wo ein horizontal gelegtes Organ in der Mittellinie langsamer oder schneller wächst, als das vertikal stehende; es müßte also z. B. Hippuris auf dem Klinostaten rascher wachsen als unter normalen Verhältnissen. Nur solche Organe, bei denen die Hemmung der Konkavseite genau ebenso groß ist, wie die Förderung der Konvexseite, könnten auf dem Klinostaten unverändert weiter wachsen. Versuche in dieser Hinsicht sind noch nicht in genügendem Umfang ausgeführt worden, und deshalb wollen wir auch keine bestimmte Entscheidung zwischen den beiden Klinostatentheorien treffen.

Neben der Einwirkungsdauer der Schwerkraft auf die Pflanze haben wir auch ihre Intensität zu beachten. Die auf der Erde uns zur Verfügung stehenden Differenzen in der Größe der Schwerkraft sind freilich so gering, daß wir mit ihnen nicht experimentieren könnten, auch wenn sie dem einzelnen Beobachter bequemer zugänglich wären, als das tatsächlich zutrifft. Die Entdeckung Knights bringt uns aber aus aller Verlegenheit, denn die Zentrifugalkraft können wir uns ja in jeder beliebigen Intensität herstellen, und so können wir die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Größe dieser Kraft studieren. Variiert man die Zentrifugalkraft von der Größe der Schwere (g) einerseits aufwärts bis zu deren 38fachem Wert, andrerseits abwärts bis zu einem Werte von 0,0005 g, so tritt die Reaktion nach folgenden Zeiten ein (Wurzel von Vicia faba, Czapek 1895):

	¾ h	1 h	1½ h	1¾ h	2½ h	3 h	4 h	5 h	6 h	8 h
bei	38—35 g	28—10	7—4,3	3,5—0,9	0,6	0,5—0,4	0,2—0,02	0,003	0,001	0,0005

Aus diesen Versuchen folgt zunächst, daß die Pflanzen auch auf eine tausendmal kleinere Schwerkraft in der gleichen Weise, nur langsamer, reagieren als auf die Größe g. Wie bei allen Reizbewegungen, so muß aber auch beim Geotropismus die als Reiz fungierende Kraft eine gewisse Größe, den sog. Schwellenwert, erreicht haben, ehe eine Reaktion eintritt. Die Reaktion erfolgt um so geschwinder, je stärker die auslösende Kraft ist; man wird daraus schließen, daß der Eindruck des Reizes, oder die Erregung in der Pflanze, eine um so größere ist, je stärker die Zentrifugalkraft wird. Es fehlt aber an weiteren Untersuchungen, die zu zeigen hätten, wie sich noch höhere Zentrifugalkräfte verhalten. Es ist nicht anzunehmen, daß die Erregung fortgesetzt mit der Zunahme der Zentrifugalkraft steigt, denn diese hat schließlich einen schädigenden Einfluß auf die Pflanze, oder verlangsamt wenigstens das Wachstum (Andrews 1902). So wird also möglicherweise die künftige Forschung neben der schon bekannten Reizschwelle auch einen Reizgipfel (stärkste Erregung) und eine obere Grenze des Reizes konstatieren.

Nicht nur die Dauer und die Intensität, sondern auch die Richtung, in der die Schwerkraft angreift, können wir variieren.

[1]) Man vgl. hierzu Pfeffer, Physiol. II, 126 und Noll (1902), 413.

Wenn ein Sproß so aufgestellt ist, daß er in der Lotlinie nach oben wächst, wenn also seine Wachstumsrichtung der Schwerkraftrichtung entgegengesetzt ist, dann findet keine Reaktion statt, genauer gesagt, es findet keine geotropische Krümmung statt. Wenn wir aber dem Sproß eine Neigung zur Lotlinie geben, so daß die Schwerkraftrichtung einen Winkel mit der Achse bildet, so erfolgt eine Krümmung, indem die nach unten gewendete Seite im Wachstum gefördert wird, die nach oben schauende aber eine Hemmung erfährt. Rein mechanisch wird nun die Wirkung der Schwerkraft zunehmen, je mehr wir den Stengel der Horizontallage nähern. In dieser hätten wir die maximale Wirkung, und wenn wir fortfahren, zu drehen, so müßte die Wirkung wieder abnehmen und schließlich bei der invers senkrecht stehenden Pflanze wieder auf Null gesunken sein. Damit stimmen aber die Ergebnisse neuerer Untersuchungen nicht überein. Czapek (1895) fand, indem er verschiedene Maßstäbe für die Erregung benutzte, stets ein Maximum bei der Lage 135° abwärts. Wurzeln verhalten sich gerade umgekehrt, sie werden bei einer Lage von 135° nach oben, also 45° oberhalb der Horizontalen, am meisten gereizt. Für beiderlei Organe aber konnte festgestellt werden, daß außer der normalen Lage auch die inverse eine Ruhelage ist; freilich krümmen sich invers gestellte Wurzeln in kurzer Zeit abwärts, inverse Sprosse aufwärts. Aber diese Reaktionen sind erst die Folge kleiner, auf inneren Ursachen beruhender Krümmungen, durch welche ein Heraustreten aus der Ruhelage bedingt ist. Werden invers gestellte Pflanzen an der Ausführung solcher „autonomer" Krümmungen mechanisch verhindert, so tritt niemals eine geotropische Krümmung als Nachwirkung auf dem Klinostaten hervor. Immerhin ist ein bedeutender Unterschied zwischen den beiden Ruhelagen zu konstatieren; die Normalstellung ist nämlich eine stabile, die Inversstellung eine labile Ruhelage. Ein Organ, das aus der Inversstellung etwas abgelenkt ist, kehrt nicht wieder in

Fig. 136. Zwei abgeschnittene Sprosse von Physostegia, der eine (rechts) mit der Basis, der andere (links) mit der Spitze in feuchtem Sand in Horizontallage fixiert. Geotropische Krümmung im feuchten Raum. Schwach verkleinert.

diese, sondern in die Normallage zurück. Allein wir haben es in der Hand, die stabile in die labile Ruhelage überzuführen und umgekehrt; wir brauchen zu dem Zweck nur den Punkt zu ändern, an dem der Pflanzenteil befestigt ist (Frank 1868, Noll 1892). Operieren wir mit abgeschnittenen Zweigen, und fixieren wir sie z. B. in horizontaler Lage an der Spitze, so tritt dieselbe Reaktion ein wie am normalen basal fixierten Zweig, d. h. die nach unten schauende Seite erfährt die Wachstumsförderung; der äußere Erfolg ist aber ein ganz anderer, die Basis krümmt sich nach oben und hat nun in inverser Stellung ihre stabile Ruhelage (Fig. 136).

Wenn wir jetzt den Versuch machen wollen, nähere Einsicht zu gewinnen, weshalb in bestimmten Stellungen eine geotropische Krümmung erfolgt, während andere als Ruhelagen bezeichnet werden können, so müssen wir überhaupt die Frage aufwerfen: was ist die erste Wirkung der Schwerkraft in der Pflanze? Die Forschungen der letzten Jahre haben nämlich immer deutlicher gezeigt, daß zwischen der Einwirkung der auslösenden Kraft und der Reizbewegung eine ganze Reihe von Vorgängen liegt, deren Existenz am augenfälligsten dann hervortritt, wenn die Aufnahme des Reizes und die Ausführung der Bewegung an verschiedenen, räumlich getrennten Stellen der Pflanze erfolgen. Denn unter diesen Umständen müssen mindestens drei verschiedene Vorgänge angenommen werden: 1. die Wahrnehmung oder Perzeption des Reizes im Aufnahme-, Perzeptions- oder Sinnesorgan, 2. die Reaktion im Bewegungsorgan und dann offenbar 3. die Leitung vom ersteren zum letzteren. Das Verdienst auf solche Trennung von Perzeption und Motion zuerst hingewiesen zu haben, gebührt zweifellos Ch. Darwin (1881), wenn auch seine Beweise für dieselbe der späteren Kritik nicht Stand gehalten haben.

Eine solche Lokalisierung und räumliche Trennung der Perzeption von der Reaktion ist nun für heliotropische Reize (Vorl. 36) mit größter Sicherheit nachgewiesen. Ob ähnliches aber auch für den Geotropismus gilt, steht nicht ganz fest. Trotz der ingeniösen Versuche Czapeks (1895, 1900), auf die wir nicht näher eingehen können, wird von manchen Seiten noch stark bezweifelt, ob wirklich die geotropische Perzeption nur in der Wurzelspitze oder gar nur in der Wurzelhaube (Nemec 1900, 1901) sich vollzieht; ebenso konnte der Beweis für die mehrfach aufgestellte Behauptung, daß bei den Keimlingen gewisser Gräser (Paniceen) nur die äußerste Spitze des Kotyledons den geotropischen Reiz aufnehme noch nicht einwandfrei erbracht werden.

Aber wenn auch beim Schwerereiz eine räumliche Trennung der Perzeptionszone von der Bewegungszone nirgends realisiert sein sollte, so geben uns doch andere Beobachtungen Czapeks (1898) Tatsachen genug an die Hand, um die Existenz mindestens zweier differenter Vorgänge, der Perzeption und der Reaktion, zu beweisen. Wie alle Reizbewegungen, so hängt ja auch der Geotropismus von gewissen allgemeinen, den sog. formalen Bedingungen ab, d. h. es muß eine bestimmte Temperatur, eine gewisse Menge von Nährstoffen, von Wasser, von Sauerstoff etc. gegeben sein, wenn eine geotropische Reizbewegung eintreten soll. Für den Akt der Perzeption und den der Reaktion sind nun aber die formalen Bedingungen nicht identisch: die Perzeption erfolgt vielfach noch unter äußeren Umständen, die das Wachstum, also die geotropische Bewegung, nicht mehr erlauben. So

kann z. B. bei 2° C nach genügend langer Einwirkung der Schwere ein geotropischer Reiz aufgenommen werden, die Bewegung kann induziert werden; ausgeführt aber wird sie erst, wenn die Pflanze in höhere Temperatur verbracht ist. Ebenso erfolgt auch Perzeption des Schwerereizes im sauerstofffreien Raum, aber zur Ausführung der Bewegung bedarf die Pflanze des Sauerstoffes. In dieser oder in ähnlicher Weise kann man also den Beweis für die Existenz der zwei gesonderten Akte, Perzeption und Reaktion, führen.

Wie aber kommt die Perzeption zustande, was empfindet die Pflanze bei der Einwirkung der Schwerkraft? Der Knightsche Versuch läßt keinen Zweifel darüber, daß die Schwerkraft nur durch die Massenbeschleunigung, die sie allen Körpern erteilt, also nur durch ein Gewicht auf die Pflanze einwirkt. Aber es ist freilich, wie wir gesehen haben, nicht etwa das Gewicht des die Krümmungszone überragenden Teiles der Pflanze; denn dieses können wir unwirksam machen, ohne die Bewegungen zu verhindern. Es muß sich also um eine Gewichtswirkung im Innern der Pflanze, ja sogar im Innern jeder einzelnen Zelle handeln. Da aber nicht selten die Hauptmasse des Protoplasmas in strömender Bewegung ist, so kann nur die ruhende Hautschicht, wie Noll (1888, 532) dargelegt hat, den Schwerereiz aufnehmen. Sie muß einen an verschiedenen Seiten der Zelle ungleichen Druck perzipieren. Nehmen wir nun an, die ganze Innenmasse der Zelle, also die Vakuole und das strömende Plasma verursachten die Gewichtswirkung, so müßte auch bei vertikaler Stellung der Zelle ein Seitendruck auf die Hautschicht ausgeübt werden; zwei gegenüberliegende Wandteile hätten dann aber den gleichen Druck auszuhalten. Neigen wir nun die Zelle etwas aus der Lotlinie heraus, so wird sofort auf einer beliebigen Stelle der Unterseite ein größerer Druck herrschen als auf der gegenüberliegenden Stelle der Oberseite. Allein wenn man bedenkt, daß durch den osmotischen Zellinhalt stets ein erheblicher Druck auf das Wandplasma ausgeübt wird, so kann man kaum annehmen, daß die geringe Druckveränderung beim Neigen der Zelle von der Pflanze empfunden wird. Macht man mit Noll (1902) die sehr bescheidene Annahme, der Turgordruck betrage nur 3 Atmosphären, so lastet dadurch auf der Hautschicht der Zelle in jeder Lage der Druck einer Wassersäule von 30 m; nehmen wir den Durchmesser der Zelle zu 0,1 mm, so würde bei Horizontallage die Unterseite ein Plus von 0,1 mm Wasserhöhe mehr zu tragen haben, als die Oberseite; die Pflanze müßte also die Zunahme des Druckes von 30000,0 auf 30000,1 mm wahrnehmen können, und bei schwacher Neigung der Zelle oder bei höherem Turgor müßte eine noch geringere Druckdifferenz zur Perzeption führen.

Sehen wir aber von dieser Möglichkeit ab, so sind in neuerer Zeit zwei Hypothesen über die Perzeption der Schwere aufgestellt worden. Noll (1900) denkt sich in der sensiblen Hautschicht besondere Sinnesapparate ausgebildet, die analog den bei Krebsen vorkommenden, zur Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung dienenden Statocysten konstruiert sein könnten, aber jenseits der Sichtbarkeit lägen. Sie müßten eine etwa kuglige, safterfüllte Schale von empfindlichem Plasma haben und in der Flüssigkeit einen spezifisch schwereren, kleinen Körper enthalten. Dieser dem Statolithen der Krebse entsprechende Körper, den wir ebenfalls „Statolith" nennen wollen, müßte je nach der Lage des Pflanzenteils im Raum auf eine bestimmte Stelle

des sensiblen Plasmas einen Druck ausüben, und dieser Druck würde zur Perzeption in der Pflanze führen. Für die weiteren Erörterungen wollen wir uns an ein einzelnes Beispiel, einen horizontal gelegten Phycomyces-Sporangienträger, halten. In den Statocysten der Unterseite würde der Druck auf die Außenseite der sensiblen Plasmaschicht wirken, und als Reaktion käme eine Wachstumsbeschleunigung zustande, auf der Oberseite aber würden die Innenseiten der Statocysten vom Statolithen berührt, und die Folge wäre eine Wachstumshemmung. Berührt aber der Statolith die Grenzen zwischen den eine Hemmung oder Förderung des Wachstums bewirkenden Feldern, also zwischen der äußeren und der inneren Halbkugel, so tritt gar keine Perzeption, oder wenigstens keine Reaktion ein. Bei Horizontallage z. B. träfe das für die Seitenflanken zu, bei Vertikallage aber kämen sämtliche Statocysten an solche reaktionslose Stellen oben oder unten in der Cyste zu liegen; im ersteren Fall würden also nur die Statocysten der Flanken, im letzteren Fall sämtliche Statocysten unbeeinflußt bleiben. Die Uebertragung dieser Hypothese auf eine positiv geotropische Zelle macht keinerlei Schwierigkeiten, braucht also hier nicht ausgeführt zu werden. Dagegen ist auf einige Bedenken, die der Nollschen Auffassung entgegenstehen, kurz hinzuweisen.

Gegen die Annahme bestimmter Verhältnisse, die jenseits der Sichtbarkeit liegen, sträuben wir uns mit Recht so lange, bis uns die betreffende Hypothese so vielseitige Vorzüge auf größeren Gebieten liefert, daß wir sie nicht mehr missen möchten. Als Beispiel sei auf die atomistische Hypothese hingewiesen. Damit aber können wir die Nollsche Annahme in keiner Weise vergleichen, weil sie nur die Verhältnisse beim Geotropismus zu erklären vermag und durch Erfahrungen auf anderen Gebieten keine Stütze erhält. Aber davon abgesehen, macht sich eine gewisse Schwierigkeit bemerkbar, wenn wir sie von der Einzelzelle auf einen vielzelligen Organismus übertragen wollen. Da dieser nicht nur im intakten Zustand, sondern auch nach Zerlegung in Längsteile geotropische Bewegungen ausführt, so müssen wir uns jede einzelne Zelle in ihm mit Statocysten ausgerüstet denken. Dann würde also auch in jeder einzelnen Zelle, zum mindestens aber in sämtlichen Zellen einer mittleren vertikalen Lamelle des horizontal liegenden Stengels, jeweils Wachstumsförderung auf der Unterseite, Hemmung auf der Oberseite angestrebt werden; in Wirklichkeit zeigen aber die der Unterkante genäherten Zellen auf beiden Seiten Förderung, die an der Oberkante liegenden auf beiden Seiten Hemmung im Längenwachstum, und eine mittlere Zone bleibt ganz unberührt. Es besteht somit nicht die enge Beziehung zwischen Perzeption und Reaktion, wie sie Noll annimmt. Die Reaktion wird durch das Zusammenwirken aller Zellen reguliert, es spielen also Korrelationen bei ihr eine Rolle, deren Erklärung in der Hypothese fehlt. Es liegt aber überhaupt eine gewisse Einseitigkeit der Hypothese in der engen Verkettung von Perzeption und Reaktion. Auch wissen wir tatsächlich gar nicht genügend Bescheid über die geotropische Reaktion. Noll scheint anzunehmen, daß die Zellen der Konkavseite bei der Reaktion ebenso aktiv seien, wie die der Konvexseite; ihre Wachstumsretardation kann aber auch eine passive und einfach durch die Wachstumsbeschleunigung der Konvexseite bedingte sein (vgl. S. 538). Ganz besondere Schwierigkeiten würden aber für die Nollschen Vorstellungen erwachsen (vgl. Pfeffer 1893a),

wenn wirklich die Perzeption an anderer Stelle sich vollzöge, wie die Bewegung; denn nach gewissen Beobachtungen Czapeks (1898) ist es ganz ausgeschlossen, daß etwa die Perzeption des nach unten schauenden Teiles einer horizontal gelegten Wurzelspitze eine andere sei als die der Oberseite, und daß sie nur nach der Unterseite der Bewegungszone geleitet wird; vielmehr müßte man in allen Spitzenzellen die gleiche Perzeption annehmen, und doch reagieren die Zellen der Motionszone ganz verschieden.

Manche der Bedenken, die wir gegen die Nollsche Hypothese ausgesprochen haben, sind bei der anderen, von Haberlandt (1900) und Nemec (1900) gleichzeitig entwickelten Anschauung vermieden. Auch sie stellen eine Statocystenhypothese auf. Das sensible Plasma liefert ihnen die Hautschicht einer ganzen Zelle, die Statolithen spezifisch schwerere (event. auch leichtere) Körper, wie Kristalle und vor allen Dingen die Stärkekörner. Stärkekörner, die dem Einfluß der Schwere schnell folgen und dementsprechend bei aufrechter Stellung der Pflanze auf eine andere Stelle der Hautschicht drücken, als bei schiefer oder horizontaler Lage, finden sich in der Tat in vielen Pflanzen, sie sind z. B. in den Stengeln regelmäßig in der Stärkescheide, in den Wurzeln in einer zentralen Zellgruppe der Haube vorhanden; Fig. 137 zeigt sie in der Spitze des Gramineenkotyledons. Die Zellen mit solcher beweglicher Stärke werden nun von den genannten Autoren für die Perzeptionsorgane des Schwerereizes angesprochen. Die Hypothese hat vor allen Dingen den großen Vorzug, daß sie sich auf einem dem Mikroskop zugänglichen Gebiet bewegt; sie hat auch schon eine Fülle höchst interessanter Beobachtungen (Haberlandt 1903, Darwin 1903) veranlaßt, die wir leider nicht eingehend besprechen können. Aber auch hier fehlt es nicht an Schwierigkeiten mannigfacher Art (vgl. Jost 1902). Wir beschränken uns an dieser Stelle darauf hinzuweisen, daß vor allen Dingen der Nachweis fehlt, daß nur die Zellen mit beweglicher Stärke die Schwerkraft perzipieren. Auch verdient hervorgehoben zu werden, daß eben doch geotropische Pflanzen genug existieren, die keine Stärke führen, wie es auch umgekehrt Zellen mit beweglicher Stärke gibt, die nicht geotropisch reagieren, selbst wenn sie wachstumsfähig sind.

Fig. 137. Kotyledonarspitze von Panicum miliaceum nach Nemec (1901).

Wenn wir also auch bei allen den neueren Untersuchungen, die den Zweck hatten, den Reizvorgang beim Geotropismus zu analysieren, noch keinen abgeschlossenen Resultaten gegenüberstehen, so müssen wir doch sagen, daß dieselben unsere Einsicht wesentlich vertieft haben, denn sie haben bewiesen, daß dieser Vorgang eine komplizierte Erscheinung ist, die aus mehreren Phasen besteht. Zunächst haben wir einen rein physikalischen Prozeß: die Schwere wirkt durch das Gewicht, das sie einem unbekannten Teil der Zelle erteilt, auf das sensible Plasma. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß der durch das Gewicht ausgeübte Druck im Plasma zur Perzeption führt, doch könnten ja auch sekundäre Veränderungen erst diesen Erfolg haben. Jedenfalls muß aber infolge der Schwerewirkung zunächst einmal eine

rein physikalische oder chemische Aenderung im Protoplasma stattfinden, und diese wollen wir als Perzeption bezeichnen. Auf die Perzeption folgt dann eine erste Reaktion im Protoplasma, die wir seine Erregung nennen. Daß die Erregung etwas anderes ist als die Perzeption, schließen wir vor allen Dingen daraus, daß sie sich summieren kann; im übrigen verweisen wir zur Begründung dieses Begriffes auf Vorl. 36; daß sie nicht mit dem Vorgang der Krümmung zusammenfällt, erkennen wir daran, daß sie andere formale Bedingungen fordert als diese und event. an anderem Orte erfolgt. Im letzteren Fall muß also die Erregung geleitet werden. Betrachten wir die Leitung der Erregung als dritte Phase, so wäre dann die endliche Reaktion als vierte Phase des Reizvorganges zu bezeichnen. Ob in Fällen, wo keine Reaktion stattfindet, also bei der lotrechten Stellung der Organe, keine Perzeption oder keine Erregung eintritt, wissen wir nicht; ja wir müssen selbst mit der Möglichkeit rechnen, daß sogar eine Reaktion in der Ruhelage eintritt; diese müßte aber allseits gleich sein und könnte deshalb keine Krümmung bewirken. Wenn Stengel und Wurzeln auf dem Klinostaten ebenso schnell wachsen als in aufrechter Stellung, so können wir hieraus nicht den Schluß ziehen, daß in der Normallage die Reaktion fehle, denn wir wissen ja nicht ganz sicher, ob auf dem Klinostaten Reizung erfolgt oder nicht; wenn aber Phycomyces, Chara und die Zweige von Trauerbäumen in der inversen Lage langsamer wachsen als in der normalen, so folgt hieraus, daß in der Tat hier die Schwerkraft einen Reiz ausübt.

Nicht unerwähnt darf bleiben, daß man neuerdings versucht hat, den Fragen des Geotropismus auch auf anderem Wege, nämlich durch chemische bezw. histologische Studien, beizukommen. Nemec (1901) hat gezeigt, daß im Protoplasma geotropisch gereizter Zellen eigenartige Umlagerungen stattfinden. Es handelt sich dabei zweifellos nicht um primäre Schwerewirkungen, sondern um komplizierte Reizerscheinungen, die in noch ganz unbekanntem Zusammenhang mit den sichtbaren Krümmungen stehen. Sie sind aber von großem Interesse, weil man schon früher vermutet hat, die Schwere veranlasse zunächst das Protoplasma zu Bewegungen. — Czapek (1898, 1903) hat gewisse chemische Veränderungen in geotropisch gereizten Pflanzenteilen aufgedeckt und es ist ihm gelungen, eine derselben, nämlich die Oxydation des Tyrosins zu Homogentisinsäure, klar zu legen. Diese Oxydation erfolgt stets in der Pflanze; nach geotropischer Reizung aber wird mehr Homogentisinsäure gebildet als sonst. Daß diese Vermehrung der Säure irgend wie mit dem Geotropismus zusammenhängt, scheint sicher zu sein; um so unklarer ist aber die Art des Zusammenhanges. Mit der Perzeption kann sie nichts zu tun haben, da sie auch bei heliotropischen Krümmungen auftritt, die (Vorl. 36) eine andere Perzeption voraussetzen. Hinge sie aber mit der Reaktion zusammen, so könnte sie nicht in erster Linie in der Wurzelspitze auftreten und müßte auch in der Bewegungszone selbst ungleich verteilt sein. — Hier bietet sich also ein weites Feld für künftige Studien.

Literatur zu Vorlesung 34.

Andrews. 1902. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 1.
Baranetzky. 1901. Flora **89**, 138.
Czapek. 1895. Jahrb. wiss. Bot. **27**, 269.
— 1898. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 175.

Czapek. 1900. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 313.
— 1902. Ber. D. bot. Ges. **20**, 464.
— 1903. Ber. D. bot. Ges. **21**, 243.
Darwin, Ch. 1881. Bewegungsvermögen d. Pflanze, D. v. Corus. Stuttgart.
Darwin, Fr. 1903. Proc. Royal Soc. **71**, 362.
Dutrochet. 1824. Recherches sur la structure intime etc.
Elfving. 1884. Ofversigt finska Wetensk. förhandlingar.
Frank. 1868. Beitr. z. Pflanzenphysiologie. Leipzig.
Haberlandt. 1900. Ber. D. bot. Ges. **18**, 261.
— 1902. Ber. D. bot. Ges. **20**, 189.
— 1903. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 447.
Hofmeister. 1863. Jahrb. wiss. Bot. **3**, 77.
Johnson. 1828. Vgl. Linnaea 1830, **5**, 145 d. Litteraturberichts.
Jost. 1901. Bot. Ztg. **59**, 1.
— 1902. Biolog. Centralbl. **22**, 161.
Karsten. 1890. Ber. D. bot. Ges. **8**, (55).
Knight. 1806. Ostwalds Klassiker, Nr. 62. Leipzig. 1895.
Kohl. 1894. Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg.
Meischke. 1899. Jahrb. f. wiss. Bot. **33**, 337 (363 Anm. 1).
Nemec. 1900. Ber. D. bot. Ges. **18**, 241.
— 1901. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 80.
Noll. 1888. Arbeiten Bot. Institut Würzburg **3**, 496.
— 1892. Ueber heterogene Induktion. Leipzig.
— 1896. Das Sinnesleben d. Pflanzen. Ber. Senkenbergsche Gesellsch. Frankfurt.
— 1900. Jahrb. wiss. Bot. **34**, 457.
— 1902. Ber. D. bot. Ges. **20**, 403.
Pinot. 1829. Annal. sc. nat. I. Ser. **17**, 94.
Pfeffer. 1875. Periodische Bewegungen. Leipzig.
— 1893 a. Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. Gesellsch. der Naturforscher).
— 1893 b. Druck- und Arbeitsleistung (Abh. Kgl. Ges. Leipzig **20**).
Sachs. 1872. Arb. Würzburg **1**, 193.
— 1873 a. Flora **56**, 321.
— 1873 b. Arb. Würzburg **1**, 385.
— 1874. Arb. Würzburg **1**, 584.
— 1879. Arb. Würzburg **2**, 209.
— 1888. Arb. Würzburg **3**. Tafeln.
Schober. 1899. Anschauungen üb. den Geotropismus seit Knight. Hamburg.
de Vries. 1880. Landw. Jahrbücher.

Vorlesung 35.

Geotropismus II.

Wir haben bisher ausschließlich solche Pflanzenteile betrachtet, die, wie die Hauptwurzel oder der Hauptsproß, ihre Gleichgewichtslage in der Lotlinie haben, und die sich mit ihren wachsenden Teilen in diese wieder zurück krümmen, wenn sie in irgend eine andere Lage gebracht worden sind. Wir nennen solche Organe orthotrope und unterscheiden zwei Formen des Geotropismus an ihnen, den negativen und den positiven. Nun lehrt aber jeder auch flüchtige Blick auf die Pflanzenwelt, daß es eine Menge von Pflanzenteilen gibt, die ihre Ruhelage in einer anderen Stellung, als der vertikalen finden, und diese nennen wir plagiotrop, einerlei ob sie schief nach oben, schief nach unten oder horizontal gerichtet sind. Es wäre möglich, daß ein orthotropes Organ, wenn außer der Schwerkraft noch eine andere richtende Kraft auf es einwirkt, unter dem Einfluß der beiden

Kräfte plagiotrop würde, etwa so, wie eine beliebige Masse bei dem gleichzeitigen Angriff von zwei Kräften, die in verschiedener Richtung wirken, sich nach einer dritten Richtung hin bewegt, die nach dem bekannten Satz vom „Parallelogramm der Kräfte" leicht aufgefunden werden kann. Eine derartige Plagiotropie kann uns erst später beschäftigen, und wir beschränken uns für heute auf Organe, die unter dem alleinigen Einfluß der Schwerkraft plagiotrop sind. Um gleich ein recht charakteristisches Beispiel vorzuführen, beginnen wir mit den horizontal wachsenden unterirdischen Rhizomen, die man in vorzüglicher Ausbildung, z. B. bei Heleocharis palustris vorfindet. Schon der Umstand, daß diese Rhizome in einer gewissen Tiefe unter der Oberfläche des Bodens sich befinden, zeigt, daß ein Faktor, der sehr häufig einen maßgebenden Einfluß auf Orientierungsbewegungen besitzt, das Licht (Vorl. 36) hier nicht in Betracht kommt. Da auch andere richtende Ursachen (Vorl. 37) ausgeschlossen sind, so bleibt nur die Schwerkraft übrig, und wir müssen vermuten, daß wir es in dem Horizontalwachsen mit einer besonderen Form des Geotropismus zu tun haben. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung hat Elfving (1880a) erbracht. Er verpflanzte solche unterirdische Sprosse von Heleocharis in ein mit lockerer Erde gefülltes Gefäß, dessen eine Wand aus einer Glasplatte bestand, und konnte so die Richtung des sehr ansehnlichen Neuzuwachses leicht beobachten. War das Rhizom in der natürlichen Lage eingepflanzt, so erfolgte der Zuwachs in der geradlinigen Verlängerung des alten Rhizoms, wurde aber die Spitze schräg nach oben oder nach unten gekehrt, so trat jedesmal eine Krümmung ein, durch welche der Zuwachs in scharfem Knie in die Horizontallage zurückgebracht wurde. Wenn dagegen beim Einpflanzen eine Drehung um die Achse vorgenommen wurde, etwa so, daß die bisherige eine Flanke oder die Unterseite nach oben kam, so erfolgte keinerlei Reaktion; ohne Krümmung oder Drehung setzte das Rhizom sein horizontales Wachstum fort. Man muß aus diesen Versuchen schließen, daß sich die Rhizome von Heleocharis nicht wie die orthotropen Organe in die Richtung, sondern senkrecht zur Richtung der Schwerkraft einstellen. Eine Differenz zwischen den einzelnen Seiten existiert aber nicht; das Rhizom ist also radiär. Für die Rhizome von Sparganium und Scirpus (Elfving 1880a), ferner von Adoxa und Circaea (Goebel 1880), ist das gleiche Verhalten nachgewiesen, und es unterliegt keinem Zweifel, daß die Mehrzahl der im Boden horizontal wachsenden Sprosse sich ganz ebenso verhält (z. B. Paris, Anemone nemorosa etc.). Manche von ihnen sind nun die Hauptachsen der betreffenden Pflanze (z. B. Paris, Adoxa), andere gehen wenigstens späterhin aus Seitensprossen hervor; Seitenglieder der Pflanze zeigen aber sehr allgemein diese besondere Art von Geotropismus, den wir Plagiogeotropismus oder Diageotropismus nennen können.

Sehr deutlich tritt derselbe z. B. an den Seitenwurzeln erster Ordnung hervor, die mit der streng orthotropen, positiv geotropischen Hauptwurzel stets einen Winkel bilden. Freilich handelt es sich hier gewöhnlich nicht um einen rechten Winkel, sondern um einen spitzen, und derselbe hat auch keine ganz konstante Größe. Daß er aber durch die Richtung der Schwerkraft bestimmt wird, hat Sachs (1874) in einfacher Weise durch Umkehren der Pflanze um 180° gezeigt; schon nach kurzer Zeit sah er dann den Zuwachs in ungefähr dem

gleichen Winkel zur Schwerkraftrichtung, aber in einem ganz anderen Winkel zur Hauptwurzelrichtung schräg abwärts gehen, und nach abermaliger Umkehrung trat wieder die ursprüngliche Wachstumsrichtung ein. Die Fig. 138 illustriert den Sachsschen Versuch; die dunkel gehaltenen Teile der Seitenwurzeln sind in der inversen Lage gebildet. Auch die Seitenwurzeln sind streng radiär, man kann sie alle, wenn sie die richtige Lage zur Schwerkraftrichtung einnehmen, beliebig um ihre Längsachse drehen, ohne sie zu einer Reaktion zu veranlassen. Dagegen führt jede Abweichung nach oben oder nach unten aus dem spezifischen „Grenzwinkel" eine Krümmung herbei, deren Folge eben die Rückkehr in diesen ist. Wie Czapek (1895) aber nachweisen konnte, findet ebenfalls keine Reaktion dann statt, wenn die Seitenwurzel senkrecht aufwärts oder abwärts gekehrt ist. Wird sie aber ein wenig aus diesen Ruhelagen verschoben, so tritt je nach Umständen eine Aufwärts- oder Abwärtskrümmung ein, die mit Erreichung des Grenzwinkels endet. Nur die Grenzwinkelstellung ist also eine stabile Ruhelage, die beiden anderen Stellungen müssen dagegen als labile bezeichnet werden. In Beziehung auf die labilen Ruhelagen dürften die Rhizome mit den Seitenwurzeln übereinstimmen, sie unterscheiden sich aber von ihnen durch die stabile Ruhelage; denn diese ist bei den Wurzeln schräg nach unten gerichtet, bei den Rhizomen horizontal. Man wird erwarten dürfen, daß die oberirdischen Seitenorgane, z. B. viele Blüten, die Seitenzweige der Bäume, schräg aufwärts gerichtet sich in der stabilen Ruhelage befinden. In der Tat kehren die Zweige der Bäume in ihre schiefe Lage zurück, wenn sie nach oben oder nach unten hin aus derselben herausgebracht worden sind; wir kommen auf sie alsbald zurück, möchten aber hier noch erwähnen, daß manche Blüten, z. B. die von Narcissus Pseudonarcissus, eine andere Form des Plagiogeotropismus besitzen (Voechting 1882). Der Blütenstiel stellt sich nämlich an dem orthotropen Schaft horizontal; wird er aus dieser Lage nach oben zu schief oder lotrecht abgelenkt, so kehrt er stets in die Horizontale zurück; auffallenderweise unterbleibt aber jede Reaktion, wenn man die Blüte schräg oder senkrecht nach unten richtet.

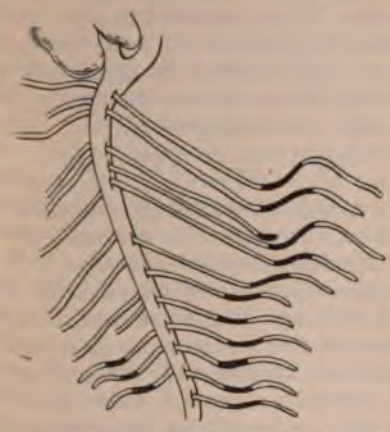


Fig. 138. Vicia faba. Hauptwurzel mit Seitenwurzeln in Erde hinter Glas gewachsen; zunächst in normaler, dann in umgekehrter, zuletzt wieder in normaler Stellung. Der Zuwachs in der verkehrten Lage schwarz gehalten. Nach Sachs (1874, S. 605).

Während nun die stabile Ruhelage der orthotropen Pflanzenteile ganz konstant ist und immer mit der Lotlinie zusammenfällt, sehen wir die plagiotrope Ruhelage Schwankungen unterworfen, nicht nur wenn wir verschiedene Organe betrachten, sondern auch wenn wir ein ganz bestimmtes Organ ins Auge fassen. Und hierbei uns sogar an dem einzelnen Exemplar einer Pflanze sehr liche Differenzen entgegen, die sich auf innere und äuße

zurückführen lassen. Von inneren Ursachen kennen wir hauptsächlich zwei, die sich indes häufig kaum trennen lassen: solche, die auf den Einfluß des Entwicklungszustandes, der „Reife" der Pflanze hinweisen, und solche, die auf den Beziehungen der Teile zueinander und zum Ganzen (Korrelationen) beruhen. Betrachten wir z. B. die Seitenwurzeln an einer Bohne (Phaseolus), die sich sämtlich in gleichmäßig durchfeuchteter Erde entwickelt haben, so bilden diese von oben nach unten fortschreitend folgende Winkel mit der Hauptwurzel:

130° 80 80 90 90 65 75 75 40.

Sieht man von den individuellen Eigentümlichkeiten einzelner Wurzeln ab, so bemerkt man eine Abnahme des Grenzwinkels in dem Maße, als man sich der Spitze der Hauptwurzel nähert. Noch viel auffallender als diese Differenzen verschiedener Seitenwurzeln ist es, wenn ein einzelnes Organ im Laufe der Zeit seine Reaktionsweise ändert. Verfolgen wir z. B. einmal die Entstehung der horizontalen Rhizome etwas näher; Adoxa sei speziell als Beispiel genommen! Die Keimpflanze besitzt oberhalb der Kotyledonen ein orthotropes Stämmchen, das zunächst durch negativen Geotropismus ans Licht kommt, später aber sich zurückkrümmt und in die Erde hinein gelangt; es findet dabei eine völlige Umstimmung der geotropischen Reaktion des Sprosses statt, denn er verhält sich jetzt wie eine plagiotrope Nebenwurzel oder gar wie ein orthotropes, aber positiv geotropisches Organ. In einer gewissen Tiefe des Erdbodens angelangt, wird dann das Rhizom horizontal gerichtet, so lange es Niederblätter produziert, es wird aber negativ geotropisch und tritt aus dem Boden hervor, wenn die Bildung der Laubblätter und der seitlich stehenden Blütensprosse beginnt. Später wächst die Spitze des Rhizoms von neuem im Bogen abwärts in die Erde, dann wieder horizontal und schließlich wieder aufwärts. Diese Schwankungen von positivem zu negativem Geotropismus mit Uebergängen durch plagiotrope Stellungen zeigen nun nahe Beziehungen zum Entwicklungszustand der Pflanze, sie sind aber, wie wir noch sehen werden, auch von äußeren Faktoren z. T. mitbedingt. — Bei Paris dürfte die Hauptachse gleichfalls ursprünglich orthotrop sein, wenn sie aber einmal plagiotrop (horizontal) geworden ist, dann bleibt sie unter konstanten äußeren Verhältnissen unverändert. Bei der großen Mehrzahl der Rhizome geht aber der oberirdische, blühende Sproß nicht wie bei Adoxa oder bei Paris seitlich aus der Hauptachse hervor, sondern das Ende der Hauptachse selbst tritt über den Boden

Fig. 139. Bildung des Rhizoms bei Adoxa moschatellina. Nach A. Braun, Das Individuum 1853, Taf. 2, Fig. 3. *cot* Kotyledon, *K* Keimachse.

und wird orthotrop, während eine Seitenknospe horizontal auswächst und die Fortsetzung des Rhizoms übernimmt. So verhalten sich z. B. Heleocharis, Scirpus, Anemone nemorosa und viele andere. Bei allen wächst die Hauptachse in den ersten Jahren, ehe es zur Blütenbildung kommt, horizontal weiter, bei allen wird aber auch wohl diese Hauptachse beim Keimling ursprünglich orthotrop gewesen sein. Es findet also eine erste Umstimmung von Orthotropie zu Plagiotropie aus unbekannten Gründen statt, und die später jährlich oder mehrmals im Jahre (Heleocharis) sich wiederholende „Umstimmung" von Plagiotropie zu Orthotropie steht in sichtlichem Zusammenhang mit der Veränderung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften des blühenden Sprosses.

Aehnliche Umstimmungen, die mit dem Reifezustand des betreffenden Organs zusammenhängen, sind auch in der Blütenregion in Menge bekannt geworden (Voechting 1882). Die Knospe von Agapanthus z. B. ist negativ geotropisch, die Blüte horizontal plagiogeotropisch, die Frucht positiv geotropisch. Sehr bekannt ist ferner der Mohn; seine Knospen führen positiv geotropische Krümmungen aus, die später durch negativen Geotropismus wieder ausgeglichen werden.[1])

Wenden wir uns nun zu solchen Fällen, in denen die Plagiotropie deutlich mit korrelativen Beeinflussungen zusammenhängt.

Der Einfluß der Hauptachse auf die Seitenglieder tritt uns in sehr charakteristischer Weise entgegen, wenn wir die Spitze der Wurzel oder des Stammes entfernen. Es ist lange bekannt, daß z. B. bei den Fichten nach Entfernung der Sproßspitze die plagiotropen Seitenzweige des höchsten „Quirls" sich aufrichten, und daß besonders der stärkste unter ihnen völlig orthotrop wird und den Hauptsproß ersetzt. Einen entsprechenden Versuch hat Sachs aber auch an der Wurzel mit Erfolg ausgeführt. Da liegt es nahe, zu fragen, ob denn die Plagiotropie der Seitenglieder überhaupt eine einheitliche Erscheinung ist, oder ob die Seitenglieder zu ihrer Ruhelage durch das Zusammenwirken zweier Richtkräfte gelangen, etwa in der Art, daß sie ihrem Geotropismus nach rein orthotrop sind, aber durch eine von der Hauptachse ausgehende Kraft von der Lotlinie abgelenkt werden. In dieser Form dürfte die Auffassung sich kaum bewähren; dagegen hat Baranetzky neuerdings (1901) in einer sehr bemerkenswerten Arbeit gezeigt, daß der Geotropismus der Seitenzweige tatsächlich von dem des Hauptsprosses nicht prinzipiell verschieden ist, und daß durch eine besondere Eigenschaft die tatsächliche Ruhelage mitbedingt wird. Um diese Eigenschaft — die allen Organen zukommt — und die wir mit Pfeffer (1893) als „Autotropismus" bezeichnen, näher kennen zu lernen, müssen wir aber weiter ausholen.

Es war Voechting, der (1882) zuerst nachwies, daß ein beliebiger Sproß, der eine geotropische Krümmung ausgeführt hat, wenn er auf dem Klinostaten der ferneren einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen wird, diese Krümmung wieder auszugleichen strebt. Die Konkavseite, die bei der Krümmung am Wachstum verhindert worden war, verlängert sich nun stärker als die Konvexseite, und so erfolgt

[1]) Die Ansicht Wiesners (1902), das Nicken der Mohnknospe käme durch eine eigenartige „Lastkrümmung" zustande, scheint uns nicht genügend begründet. Die Voechtingsche Auffassung, die oben mitgeteilt wurde, hat Wiesner nicht widerlegt; wir vermissen vor allen Dingen den Nachweis, daß das Nicken unterbleibt, wenn die Blütenlast äquilibriert ist.

Geradestreckung. Es hat sich nun seither gezeigt, daß nicht nur bei geotropischen Krümmungen der Sprosse, sondern überhaupt bei jeder irgendwie herbeigeführten Veränderung der bestehenden Gestalt eines beliebigen Organs eine Gegenreaktion eintritt, die zur Herstellung der ursprünglichen Gestalt führt. Diese Gegenreaktion tritt also auch nach einer mechanisch erzielten Krümmung ein, und sie beginnt nicht erst, wenn die Ursache der Krümmung aufhört, also im Falle des Geotropismus auf dem Klinostaten, sondern sie macht sich auch bei fortdauernder einseitiger Schwerewirkung geltend; dann führt sie freilich nur zu einer Abflachung des entstandenen Bogens, nicht zur völligen Geradstreckung. So muß also der Autotropismus auch bei der Aufhebung der geotropischen Ueberkrümmung mitwirken, die wir (S. 536) vorzugsweise auf die erneute und gegensinnige geotropische Affektion des übergekrümmten Pflanzenteiles zurückgeführt haben. Mit der Wachstumsförderung der konkav gewordenen Seite (vgl. Fig. 135) durch Geotropismus verbindet sich also der Autotropismus. Wie Baranetzky zeigte, kann nun ein Organ, z. B. der Sproß von Aesculus, nach einer geotropischen Krümmung auf dem Klinostaten mehrere pendelartig verlaufende Hin- und Herkrümmungen ausführen, weil gerade wie der Geotropismus, so auch der Autotropismus über das Ziel hinausschießt, nicht sofort bei der erzielten Geradstreckung aufhört, sondern eine neue, der ersten entgegengesetzte Krümmung und damit autotropisches Wachstum auf der Gegenseite verursacht.

Kehren wir zu den Zweigen der Bäume zurück, so findet Baranetzky (1901), daß diese beim Austreiben aus ihren Knospen oft in höchst auffallendem Maß negativ (orthotrop) geotropisch reagieren und erst nachträglich in die schräge Ruhelage übergeführt werden. Neben anderen, hier nicht zu besprechenden Ursachen, soll nun vor allem der Autotropismus diese nachträgliche Rückkrümmung aus der Lotlinie bewirken; er soll die Achse der Zweige in die Richtung bringen, die schon die Knospe mit dem Hauptsproß bildete.[1]) Da erhebt sich dann natürlich die Frage: woher rührt denn aber die Richtung der Knospen, und damit gelangen wir zu einem Gegenstand von großer Wichtigkeit. Es läßt sich nämlich leicht zeigen, daß die Knospen ebenso wie die Seitenwurzeln auch bei Kultur der Pflanzen auf dem Klinostaten[2]) einen ganz bestimmten Winkel mit ihren Achsen bilden, der also von äußeren Einflüssen ganz unabhängig ist und nur durch Korrelationen bestimmt wird. Wie man aber besonders deutlich an den Wurzeln sieht, ist der auf dem Klinostaten hervor-

[1]) Nach Wiesner (1902) wäre es nicht der Autotropismus, sondern eine besondere, von uns noch nicht besprochene Eigenschaft der Seitenzweige, die sich mit dem Geotropismus kombiniert. Sie wird als Epinastie bezeichnet und äußert sich darin, daß die obere Seite des Seitenorganes stärker in die Länge zu wachsen strebt als die untere. Es soll damit aber nicht eine ererbte Eigentümlichkeit der morphologischen Oberseite gemeint sein, also eine Dorsiventralität der Zweige konstatiert werden, sondern die Epinastie soll im Einzelleben erworben werden — wenn wir Wiesner richtig verstehen — durch den Einfluß der Last des Zweiges. Wir wollten diese Anschauung nicht unerwähnt lassen, doch scheint uns die im Text vertretene Auffassung die besser begründete zu sein.

[2]) Wenn die Noll'sche Klinostatentheorie zutrifft, dann würden die Seitenwurzeln auf dem Klinostaten dem Schwereeinfluß nicht entzogen sein; legt man die Hauptwurzel in die Rotationsachse der Klinostaten, so müßte bei Geoperzeption eine Verkleinerung des Grenzwinkels eintreten, stellt man sie senkrecht dazu

tretende „Eigenwinkel“ im allgemeinen größer als der unter der Mitwirkung des Geotropismus zustande kommende Grenzwinkel. Vermöge der „inneren Richtkraft“ also würden die Seitenwurzeln mehr horizontal stehen; ihre in der Natur beobachtete Stellung ist eine resultierende. Tatsächlich kann man denn auch bei Verwendung höherer Fliehkräfte die Seitenwurzeln mehr der Hauptwurzel nähern, den Grenzwinkel also verkleinern. (S. 557.) Auch bei den Seitenzweigen ist die Stellung eine aus Geo- und Autotropismus resultierende, und man bemerkt nicht selten, wie im Laufe der Entwicklung der Autotropismus abnimmt, der negative Geotropismus also siegt, so daß namentlich die Blütenstände (vgl. Aesculus) völlig in die Lotlinie einrücken. Zusammenfassend können wir also sagen, daß der Einfluß der Hauptachse auf das Seitenorgan im letzteren sich einmal in der „Eigenrichtung“ äußert, in dem Winkel, in welchem das Seitenorgan angelegt wird, außerdem aber auch noch in einem verstärkten Autotropismus. Wie bemerkt, hat Baranetzky (1901) auch noch andere Ursachen für die Ruhelage der Seitenorgane angenommen, z. B. die Wirkung ihres eigenen Gewichtes; wir können auf diese Fragen nicht näher eingehen und möchten nur noch erwähnen, daß mit den von Baranetzky aufgedeckten Ursachen ein volles Verständnis der Zweiglage noch nicht erzielt ist (Noll 1902). — Nach den letzten Auseinandersetzungen scheint die Frage berechtigt zu sein, ob es denn eine Plagiotropie ohne korrelative Einflüsse überhaupt gibt; man könnte auf die horizontalen Rhizome hinweisen, doch erscheint es uns im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch sie durch Korrelationen plagiotrop geworden sind. Wir werden aber alsbald erfahren, daß Plagiotropie ohne Korrelationen durch äußere Faktoren herbeigeführt werden kann.

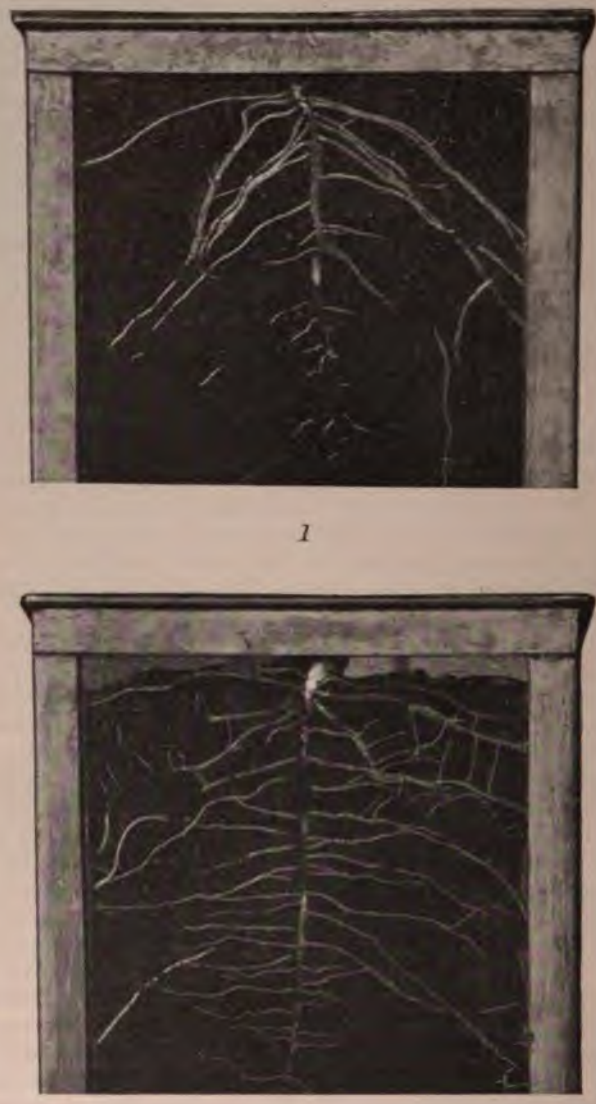
Nicht nur Beziehungen zur Hauptachse können den Geotropismus beeinflussen; auch im einzelnen Sproß hängt die geotropische Krümmungsfähigkeit vielfach von Korrelationen ab. So hat Miehe (1902) gezeigt, daß das Fehlen oder Nichtfunktionieren der Gipfelteile bei Tradescantia die Krümmung basaler Knoten aufhebt oder hemmt.

Haben wir bisher innere Faktoren betrachtet, so erübrigt noch, auf die äußeren Einflüsse hinzuweisen, die in oft recht bedeutendem Maße die geotropische Reaktion der Pflanze ändern. Wir nennen in erster Linie die Temperatur. Schon Sachs (1874) fand bei hoher Temperatur den Grenzwinkel der Seitenwurzeln verkleinert; viel auffallendere Veränderungen fand Voechting und neuerdings auch Lidfors. Sie zeigten, daß unter dem Einfluß niederer Temperatur (wenige Grade über Null) sonst normal orthotrope Sprosse plagiotrop werden. So verhalten sich in der freien Natur am Anfang des Winters die Sprosse von Senecio vulgaris, Sinapis arvensis (Voechting 1898), Holosteum umbellatum (Lidfors 1902) und im Experiment die etiolierten Kartoffeltriebe (Voechting 1902). Die niedere Temperatur wirkt hierbei von allen Seiten gleichmäßig auf die Sprosse ein, und es kann gar nicht daran gedacht werden, die plagiotrope Ruhelage als eine aus zwei Richtkräften resultierende aufzufassen; als Richtkraft kommt nur die Schwere in Betracht, die Temperatur beeinflußt aber die Reaktionsart der Pflanze, oder wie man zu sagen pflegt, die

---

so müßte sich der Grenzwinkel vergrößern. Es fehlt bis jetzt an den nötigen Experimenten.

„Stimmung“. Ganz ebenso verhält sich die Sache aber auch bei dem zuerst von Stahl (1884) nachgewiesenen Einfluß des Lichtes auf plagiotrope Pflanzenteile. Eine gewisse Lichtintensität veranlaßt plagiotrope Organe zu positiv geotropischen Bewegungen: so dringen beleuchtete Rhizome von Adoxa und Circaea mehr oder minder senkrecht in den Boden ein, nicht weil sie dem Licht entfliehen, weil sie negativ heliotropisch geworden sind (Vorl. 36), sondern weil sie, wie ein einfacher Versuch zeigt, positiv geotropisch geworden sind. Diese Umstimmung ist für die Pflanze von großem Nutzen, denn sie verhindert das Rhizom, aus dem Erdreich herauszuwachsen, wenn es etwa ein geneigtes Terrain bewohnt. Andere Rhizome reagieren freilich ganz anders, und doch auch zweckmäßig, wenn sie infolge von Beleuchtung negativ geotropisch werden und sich gleichzeitig in Laubsprosse verwandeln. Aehnlich wie die Adoxa-Rhizome verhalten sich die Seitenwurzeln, die bei Beleuchtung einen viel kleineren Grenzwinkel mit ihrer Hauptwurzel bilden als das im Dunkeln der Fall ist. (Fig. 140.)



I

II

Fig. 140. Keimwurzel von Phaseolus multiflorus hinter Glas gewachsen. *I* im diffusen Licht, *II* im dunkeln Raum.

Auch das Medium, in dem die Wurzel wächst, ist von große-

Bedeutung für die Reaktion der Seitenwurzel; Sachs (1874) fand für diese nicht die gleiche Ruhelage, wenn er seine Kulturen in Erde, Wasser oder feuchter Luft ausführte. Am größten ist die Differenz zwischen dem Verhalten der Wurzel in Erde und in Luft; sie tritt auch in deutlicher Weise an der Hauptwurzel hervor (Elfving 1880b). Wird diese in Erde mit der Spitze nach oben gerichtet, so erfolgt eine starke Krümmung, die fast stets mit der Einstellung in die normale Wachstumsrichtung endet; wird aber der gleiche Versuch in feuchter Luft ausgeführt, so erfolgt nur eine geringere Abwärtskrümmung in flacherem Bogen, und die Spitze der Wurzel wächst dann mehr oder weniger horizontal weiter. Es ist bei Kultur in feuchter Luft offenbar das geotropische Reaktionsvermögen geschwächt oder der Antropismus verstärkt; jedenfalls kann man durch Anwendung einer stärkeren Fliehkraft (50 g), also durch Verstärkung der geotropischen Erregung, auch in feuchter Luft dieselbe Reaktion an der Hauptwurzel erzielen, somit dasselbe orthotrope Verhalten herstellen, wie es die im Boden wachsende Wurzel bei der einfachen Schwerewirkung zeigt. Damit kommen wir auf einen vierten äußeren Faktor zu sprechen, der die Reaktionsweise der Pflanzenorgane mitbestimmen kann, die Größe der Fliehkraft. Wir wissen nämlich schon durch Sachs (1874), daß bei verstärkter Fliehkraft die Nebenwurzeln ihren Grenzwinkel ändern, mehr der orthotropen Reaktionsweise sich nähern, und nach Czapek (1895) dürfte für die Rhizome dasselbe gelten. Der letztgenannte Faktor kann nun freilich in der Natur keine Rolle spielen, wohl aber wird die Beeinflussung der Reaktion durch Licht, Wärme und Beschaffenheit des Substrates mit dazu beitragen, daß die Rhizome eine bestimmte Tiefenlage im Erdboden innehalten; ja man kann geradezu sagen, dieselben seien ohne die Möglichkeit einer Veränderung ihrer geotropischen Reaktion, ohne „Umstimmung“,[1]) nicht existenzfähig.

Die bisher besprochenen Organe waren in bezug auf ihre anatomische Struktur und auf die Verzweigung durchaus radiäre Gebilde, physiologisch nehmen sie aber nur zum Teil diejenige Lage im Raum ein, die man zunächst als die Normallage der radiären Gebilde betrachten wird, die aufrechte; ein großer Teil verhält sich plagiotrop, nimmt also schiefe oder horizontale Lage ein. Plagiotropie wird man aber von vornherein bei allen Organen mit dorsiventralem Bau erwarten dürfen, und tatsächlich trifft diese Annahme in weitaus den meisten Fällen zu, und nur ganz wenige dorsiventrale Pflanzenteile, z. B. der Sproß von Vicia faba, verhalten sich orthotrop. Die Dorsiventralität wird, wie früher besprochen, sehr häufig durch äußere Faktoren, seltener (an Seitenorganen), durch Beziehungen zur Hauptachse bedingt. Unter den äußeren Einflüssen spielt vor allen Dingen das Licht eine Hauptrolle; die Schwerkraft kann sich mit ihm kombi-

[1]) Wenn wir von einer „Umstimmung“ reden, so müssen wir auch eine „geotropische Stimmung“ in der Pflanze voraussetzen. Wir können aber nicht untersuchen, an welchem Gliede in der ganzen Kette des Reizvorganges dieselbe einsetzt. Ob sie sich schon bei der Perzeption, bezw. im Bau des Perzeptionsapparates (Noll 1896) oder erst später zwischen dem Akt der Perzeption und der Reaktion (Pfeffer 1893, Czapek 1898) geltend macht, darüber herrschen noch Differenzen. Die Noll'sche Vorstellung, wonach die „Stimmung“ durch den Bau des Perzeptionsapparates gegeben sei, hat den großen Vorzug der Einfachheit und der Verständlichkeit; die Annahme der engen Beziehung zwischen Perzeption und Reaktion ist aber, wie schon S. 546 gesagt wurde, willkürlich.

nieren. Wenn nun schon bei der Entstehung der Dorsiventralität mehrere Ursachen zusammenwirken, so ist es von vornherein wahrscheinlich, daß auch die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe meistens durch mehrere Faktoren bedingt sind, deren Zergliederung oft schwierig sein dürfte. Wenn es ausgesprochen dorsiventrale Sprosse bei den unterirdischen Rhizomen geben sollte, so müßten diese besonders günstige Objekte für das Studium der Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe abgeben. Da solche einstweilen nicht bekannt sind, so müssen wir uns an oberirdische Organe halten, bei denen vielfach schon durch einfache Lichtentziehung so weitgehende Funktionsstörungen eintreten, daß man nicht mehr mit ihnen experimentieren kann; immerhin sind einige Fälle bekannt, bei denen der Lichtausschluß gelingt und die Schwerewirkung dementsprechend in reiner Form zutage tritt; diese werden aber auch genügen, um die Grundfragen zu beantworten.

Wir betrachten zunächst die Versuche, die Frank (1870) mit horizontalen Zweigen der Eibe oder der Fichte angestellt hat. Die Dorsiventralität dieser Objekte prägt sich äußerlich in der verschiedenen Größe der Nadeln auf Ober- und Unterseite sowie in der „Scheitelung" derselben aus. Wurden nun solche Zweige während des Austreibens der Knospen oder wenigstens zu einer Zeit, wo noch Wachstum der Triebe stattfand, vertikal nach oben gebogen, so trat — am Licht wie im Dunkeln — eine Krümmung nach abwärts ein, die zur horizontalen Normallage führte; entsprechend erfolgte eine Aufwärtsbewegung an nach unten gebogenen Trieben. Soweit also stimmen die Coniferenzweige ganz mit dem Rhizom von Heleocharis überein, und vielleicht haben sie auch in genau lotrechter Lage auf- oder abwärts gerichtet labile Ruhelagen. Eine Differenz gegen die radiär-plagiotropen Pflanzenteile macht sich dagegen bemerkbar, wenn wir Drehungen um die Längsachse ausführen, also z. B. die bisherige Unterseite nach oben bringen, den ganzen Zweig aber horizontal belassen. Es tritt jetzt das Bestreben auf, die Unterseite wieder nach unten zu bringen, und das könnte auf zweierlei Weisen erreicht werden. Einmal durch eine Krümmung, die erst endet, wenn der Zweig einen Bogen von 180° beschreibt und nun mit seiner Spitze nach dem Hauptstamm zuwächst, oder kürzer, und unter Beibehaltung der Wachstumsrichtung radial nach außen vom Stamm, durch eine Torsion des Zweiges um 180°. Den ersteren Fall, die Krümmung um 180° in eine Ebene, hat Sachs (1879) an abgeschnittenen Seitenzweigen von Atropa Belladonna beobachtet, die Drehung um 180° machte sich in Franks Versuchen mit Coniferenzweigen, die in Verbindung mit der Pflanze standen, bemerkbar. — Werden ferner dorsiventrale Zweige nach einer Drehung von nur 90° fixiert, wird also eine bisherige Seitenkante nach unten gewendet, so kann die Normalstellung zur Schwerkraft durch Krümmungen in einer Ebene überhaupt nicht wiedergewonnen werden, hier müssen Torsionen eintreten, und solche beobachtete denn auch Frank (1870) z. B. an den Seitenzweigen zweiter Ordnung nach vertikaler Aufrichtung des Seitenzweiges erster Ordnung; es nahmen ja dann die Seitenzweige zweiter Ordnung eine Richtung schräg nach oben ein, und ihre bisher nach außen gewendete Flanke schaute nach der Erde hin.

Neben den Laubzweigen kommen auch Blüten hier in Betracht,

die bei vielen Pflanzen einen dorsiventralen (sog. „zygomorphen") Bau aufweisen, und schließlich die Laubblätter, die in weitaus den meisten Fällen ausgeprägt dorsiventral sind. Eine dorsiventrale Blüte, die sich nur durch die Schwerkraft, und nicht wie viele andere, durch das Licht im Raum orientiert, liefert nach Noll (1885/87) z. B. Aconitum Napellus. Wird eine Blütentraube dieser Pflanze so gebogen, daß der mit Knospen besetzte Endteil der Achse vertikal nach unten kommt, und wird sie in dieser Lage in geeigneter Weise befestigt, so sieht man nach kurzer Zeit die Blütenstiele eine Krümmung ausführen, wie sie in Fig. 141 dargestellt ist; die Krümmung kommt also dann zum Stillstand, wenn der obere Teil des Blütenstieles wieder, wie bei aufrechter Stellung der Traubenachse einen Winkel von etwa 30—50° mit der Schwerkraftrichtung bildet, d. h. also, wenn der „Helm" der Blüte nach oben gewendet ist. Wenn es nun für die Blüte nur auf die Lage zur Schwerkraft ankäme, dann müßte diese Stellung (Fig. 141, *II*) eine Ruhelage sein. Tatsächlich kommt aber für die Blüte auch die Stellung zur Achse in Betracht; nur wenn sie die Oeffnung nach außen kehrt, hat sie Aussicht, von Insekten besucht zu werden und somit normal zu funktionieren. Und so sehen wir denn, daß nach der medianen Einkrümmung noch eine komplizierte Bewegung ausgeführt wird, deren Endresultat eine Drehung des Blütenstieles und eine Auswärtswendung der Blüte selbst ist. Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob immer, wie nach Nolls Darstellung zu erwarten, eine rein geotropische Bewegung sich mit einer aus inneren Ursachen stattfindenden, also autonomen Bewegung (Nolls Exotropie) kombiniert, oder ob (Schwendener und Krabbe 1892) auch ohne mediane Einkrümmung sofort eine Torsion des Blütenstiels eintreten kann. Soviel steht fest, daß bei den Orientierungsbewegungen derartiger Blüten ein korrelativer Einfluß der Achse mitspielt; ganz besonders schlagend tritt derselbe bei den Blüten der Orchideen hervor. Diese werden bekanntlich in der Knospe in „verkehrter" Lage angelegt — das Labellum schaut nach der Achse zu — und bekommen bei der Entfaltung die richtige Lage durch eine Torsion des Fruchtknotens; man kann aber diese Torsion verhindern und demnach die Blüte in verkehrter Orientierung aufblühen lassen, wenn man die Pflanze auf dem Klinostaten rotieren läßt, oder wenn man die Infloreszenz in senkrecht abwärts geneigter Lage fixiert. Es ist demnach die Torsion durch die Schwerkraft bedingt. Wird aber oberhalb einer noch nicht tordierten Blüte die Achse abgeschnitten, so erreicht jetzt die Blüte ihre Normalstellung durch eine einfache Krümmung ohne alle Torsion und neigt sich über das Ende des Achsenstumpfes hinweg nach außen; sie macht also nur die erste, soeben bei Aconitum beschriebene und abgebildete Bewegung durch.

Fig. 141. Invers gestellte Blüte von Aconitum Napellus in zwei verschiedenen Stadien. Nach Noll (1885/87).

Im Prinzip dasselbe Verhalten wie bei den dorsiventralen Blüten werden wir bei den Laubblättern erwarten dürfen. Diese könnten

an einer invers fixierten Achse durch eine einfache geotropische Mediankrümmung im Stiel oder in der Basis der Lamina wieder den geotropischen Grenzwinkel und die richtige Orientierung der Ober- und Unterseite gewinnen, sie würden aber mit der Spitze nach innen gelangen und überhaupt nur selten Raum genug finden, ihre Orientierungsbewegung auszuführen. Tatsächlich sehen wir denn ganz die gleichen Bewegungen, die wir bei den Blüten kennen gelernt haben, auch an Blättern auftreten (Noll 1887), manchmal erfolgt wie bei Aconitum erst eine mediane Einkrümmung und darauf eine „exotropische" Bewegung; in anderen Fällen, besonders bei kurzstieligen Blättern, ist nur eine Torsion zu sehen. Ob nun die Torsion, wie Noll ausführt, stets aus zwei Bewegungen sich kombiniert, oder ob sie eine einheitliche Bewegung ist (Geotortismus, Schwendener und Krabbe 1892), können wir hier nicht entscheiden.

Auch anderwärts kommen Torsionen vor, die von der Schwerkraft veranlaßt werden; so bei manchen plagiotropen Sprossen, wie z. B. bei Philadelphus. Die Blätter stehen hier in der Knospe dekussiert; am erwachsenen Sproß dagegen sind die Paare nicht mehr gekreuzt, sondern sämtliche Blätter stehen in zwei Längszeilen an den Flanken des Zweiges. Diese Veränderung kommt durch Torsion in den Internodien zustande, und da sie auch im Dunkeln erfolgt (Schwendener und Krabbe 1892), so muß sie mit Schwerewirkungen zusammenhängen, während in der Mehrzahl der Fälle solche Drehungen durch das Licht veranlaßt zu sein pflegen (Vorl. 36).

Da die Mechanik aller dieser Torsionen noch nicht völlig klargelegt ist, so wollen wir uns nicht weiter mit ihnen beschäftigen. Dagegen geben uns die Blätter Gelegenheit, den Geotropismus noch von einer neuen Seite kennen zu lernen. Bisher haben wir ja alle geotropischen Bewegungen auf Wachstum zurückgeführt und betont, daß sie nur dann stattfinden, wenn das betreffende Organ noch im Wachstum begriffen ist oder von neuem zu solchem veranlaßt werden kann. Bei den Blättern vieler Pflanzen (z. B. der Leguminosen und Oxalideen) finden wir aber auch Krümmungen, die durch ungleichen Turgordruck in den antagonistischen Seiten zustande kommen und ohne Wachstum verlaufen.

Es sind nun aber nicht etwa die Blätter oder Blattstiele in ihrer ganzen Ausdehnung zu einer Veränderung des Turgors und einer damit zusammenhängenden Verlängerung oder Verkürzung der antagonistischen Seiten befähigt, sondern diese Eigentümlichkeit ist auf bestimmte Organe, die auch äußerlich hervortreten, beschränkt. Da diese an der Basis des Blattstieles, eventuell auch (bei einfach oder mehrfach gefiederten Blättern) an der Basis jeder Fiederausstrahlung auftretenden Organe relativ kurze Verbindungsstücke zwischen unbeweglichen Teilen des Blattes vorstellen, so werden sie als Gelenke bezeichnet. Sie heben sich meistens schon durch ihre größere Dicke vor der Nachbarschaft ab und heißen deshalb auch „Polster". Ihr anatomischer Bau ist ein sehr charakterischer und zeigt enge Beziehung zu ihrer Funktion. Wie die anatomische Untersuchung z. B. von Phaseolus multiflorus ergibt, rücken im Gelenk die Gefäßbündel zu einem axilen Strang zusammen, der ringsum von Parenchym eingeschlossen ist. Die Membranen dieses Parenchyms sind sehr dehnbar und elastisch, und sie sind tatsächlich durch den Turgor ganz bedeutend gegen das kaum dehnbare Gefäßbündel gespannt; beim Isolieren verlängert

sich demnach das Parenchym recht erheblich, während sich das Gefäßbündel kaum meßbar verkürzt. Es ist nun leicht einzusehen, daß eine einseitige Zunahme der Schwellung, oder eine Abnahme der Turgeszenz auf der Gegenseite, oder endlich das Eintreten beider Prozesse zugleich, eine Verlängerung der einen Seite, eine Verkürzung der anderen Seite herbeiführen muß, wobei sich natürlich das Gelenk krümmt. Das Gefäßbündel wird dabei ebenfalls gebogen, es erfährt indes keine Veränderung in der Länge. Mit der Krümmung des Gelenkes ist aber eine passive Bewegung des ansitzenden Blatteiles verbunden.

Bewegungen in den Blattpolstern werden nun auf die verschiedensten äußeren Reize hin ausgeführt, u. a. auch, wenn das Blatt durch Umkehren des Stengels verkehrt orientiert ist (Sachs 1865). Um in die Normallage zurückzukehren, bedient es sich dann freilich meistens nicht nur einfacher Krümmungen, sondern es treten auch Torsionen auf, die hier noch weniger als anderwärts erforscht sind. Wie Pfeffer (1875) durch mikroskopische Messungen nachweisen konnte, tritt bei den Krümmungen des Gelenkes keine dauernde Verlängerung der Konvexseite ein, und nach Umkehrung des Stengels erlangt das Blatt bald wieder seine frühere Stellung. Schon daraus, daß kein Wachstum nachzuweisen ist, kann man schließen, daß die Krümmung hier durch Zunahme des osmotischen Druckes auf der Konvexseite und entsprechende Abnahme desselben auf der Konkavseite zustande kommt, und die plasmolytische Untersuchung hat das einigermaßen bestätigt. So fand z. B. Hilburg (1881) am Gelenk von Phaseolus nach einer geotropischen Reizung Plasmolyse auf der morphologischen Oberseite erst durch 4 Proz. Salpeterlösung eintreten, während sie vor der Reizung durch 3 Proz. erzielt worden war; umgekehrt sank der Salpeterwert der Zellen der Unterseite von $3^1/_2$ auf ca. 3 Proz. Bei längerer Dauer der Reizung tritt dann freilich auf der Konvexseite schließlich Wachstum ein, und jetzt erreicht nach Normalstellung des Stengels das Blatt seine ursprüngliche Lage nicht mehr. — Wenn auch diese durch Turgor bewirkte geotropische Krümmung auf die Gelenke einiger Blätter beschränkt ist, so ist sie doch theoretisch von großem Interesse, denn sie macht es wahrscheinlich, daß eine Perzeption des Schwerereizes eine viel weiter verbreitete Eigenschaft der Pflanze ist, als man nach dem Auftreten geotropischer Reaktionen vermuten kann; es ist kaum zu bezweifeln, daß die Perzeption in sehr vielen Fällen zu keinem sichtbaren Erfolg führt, weil den betreffenden Pflanzenteilen die Reaktionsfähigkeit abgeht. Die Blattgelenke sind demnach Organe, die ihre Reaktionsfähigkeit lange über den Zeitpunkt hinaus bewahren, in dem ihr Wachstum sistiert wird.

Wir wollen damit unsere Betrachtungen über die dorsiventralen Organe abschließen und wollen die äußeren Einflüsse, die ihre Reaktion oft recht bedeutend beeinflussen, nicht mehr besprechen. Zum Schluß unserer heutigen Vorlesung betrachten wir noch die Schlingpflanzen, die durch einen ganz eigenartigen Geotropismus ausgezeichnet sind.

Bei den bisher studierten Pflanzen waren durchweg die Organe, die zur Ausführung einer Orientierungsbewegung schreiten, kräftig genug, diese auch durchzuführen, wobei sie sehr häufig größere Massen passiv zu bewegen, also ansehnliche Arbeitsleistung zu vollziehen, hatten. Wir haben gesehen, daß nicht selten die Pflanzen befähigt

sind noch eine sehr viel größere Arbeit zu leisten, als ihnen durch das Gewicht der passiv bewegten Teile auferlegt wird. Grundbedingung für derartige Leistungen ist nun aber eine gewisse Festigkeit; wo diese fehlt, da wird sich z. B. ein horizontal gelegter Stengel, trotz seines negativen Geotropismus, niemals völlig aufrichten können. Es gibt nun tatsächlich eine große Menge von Pflanzen, deren Sprosse dem Boden anliegen, wenn sie nicht unter Ausnutzung der Festigkeit anderer Pflanzen sich erheben können. Solche Pflanzen nennt man Kletterpflanzen. Sie treten uns in ihrer einfachsten Form entgegen, wenn wir etwa Galium aparine betrachten, das nach Erreichung einer gewissen Höhe umsinkt, sich dabei häufig auf andere Pflanzen legt und durch seine Stacheln am Herabgleiten gehindert ist. Bei anderen Pflanzen treffen wir schon kompliziertere Apparate an, mit denen sie sich festhalten, so z. B. die Haken von Uncaria oder Strychnos (Treub 1882/3, Schenk 1892, Ewart 1898). Diese Organe ergreifen aber die Stützen nur zufällig und führen keine aktiven Bewegungen zum Ergreifen der Stütze aus, wie wir sie bei zwei großen Pflanzengruppen, nämlich bei den Ranken- und Windepflanzen, regelmäßig vorfinden. In biologischer Hinsicht haben beide viel Gemeinsames, denn beide sparen sich die Ausbildung eigener Skelettgewebe in den Achsen und benutzen irgend welche feste Körper als Stütze für die Last ihrer Blätter. In der Natur sind diese Stützen stets lebende oder abgestorbene Pflanzenteile, und deshalb sind Winde- und Rankenpflanzen, so gut wie die Epiphyten, von der Existenz anderer Gewächse abhängig; ja man kann sie in gewissem Sinn sogar mit den Parasiten vergleichen, denn sie können ihre Stützen, wenn diese lebende Pflanzen sind, freilich nur indirekt, schädigen, indem sie ihnen das Licht entziehen. Die Bewegungen aber, die bei den Windepflanzen zur Ergreifung der Stützen führen, sind in physiologischer Hinsicht so sehr verschieden von denen der Rankenpflanzen, daß wir an eine gemeinsame Behandlung beider Gruppen nicht denken können. An dieser Stelle gehen wir nur auf die windenden Pflanzen ein, da diese durch eine besondere Form von Geotropismus (Noll 1892—1902) ihre Bewegungen ausführen und sich somit unmittelbar an unsere letzten Betrachtungen anschließen lassen.

Bei den Windepflanzen umwächst der Stengel die Stütze in Schraubenwindungen; da diese Windungen eng anliegen und einen Druck auf die Stütze ausüben, und da außerdem die windenden Stengel häufig rauh sind, so ist die Befestigung eine sehr sichere, und ein Herabgleiten von der Stütze für gewöhnlich ausgeschlossen. Wenn wir eine Windepflanze näher betrachten, etwa eine Calystegia, die im Frühjahr austreibt, so bemerken wir, daß ihre Triebe zuerst immer streng orthotrop sind und sich durch die eigene Festigkeit aufrecht erhalten. Nach Erreichung einer gewissen Höhe aber beugt sich die Spitze des Sprosses und zwar durch eine aktive Bewegung, nicht durch Gewichtswirkung, vorn über und nimmt nun in ungefähr horizontaler Stellung eine plagiotrope Lage ein. Im selben Moment beginnt aber auch eine eigenartige Bewegung an ihr aufzutreten, die wir „kreisende Bewegung“ nennen wollen, weil das Horizontalende nach Art eines Uhrzeigers um die feststehende vertikale Basis rotiert. Diese Bewegung dauert von dem Moment ihres Entstehens an so lange als der betreffende Sproß im Wachstum verbleibt, und sie

behält in der Regel eine bestimmte Richtung dauernd bei; bei der Mehrzahl der Windepflanzen erfolgt die kreisende Bewegung von oben her gesehen in der Richtung entgegengesetzt der Uhrzeigerbewegung, nach links, wie man gewöhnlich zu sagen pflegt; in der Richtung des Uhrzeigers kreist z. B. der Hopfen und das Geisblatt (rechts); abwechselnd rechts und links gerichtete Rotation hat man z. B. bei Bowiea volubilis und Loasa lateritia beobachtet. Die linkskreisenden Pflanzen winden auch links (Fig. 142), d. h. die „Wendeltreppe", die sie bilden, steigt von links unten nach rechts oben, von oben gesehen entgegen dem Uhrzeiger; die rechtskreisenden Pflanzen winden auch rechts (Fig. 143). Da also offenbar eine nahe Beziehung zwischen dem Winden und der kreisenden Bewegung besteht, so haben

Fig. 142. Fig. 143.
Aus „Bonner Lehrbuch".
Fig. 142. Linkswindender Sproß von Pharbitis. Fig. 143. Rechtswindender Sproß von Myrsiphyllum asparagoides.

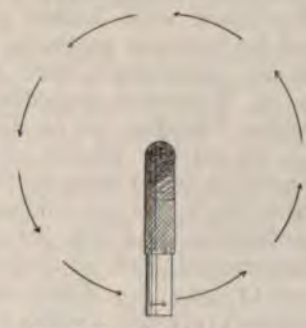


Fig. 144. Windeschema.

wir diese uns noch unbekannte Form der Bewegung etwas genauer zu betrachten.

Am leichtesten macht man sich die kreisende Bewegung klar, wenn man sich ein einfaches Modell herstellt. Man befestigt einen starkwandigen Kautschukschlauch mit seiner Basis an einem lotrecht stehenden Stab, steckt in seine Spitze ein Stück Bleirohr, das gerade schwer genug ist, um diese in die horizontale Lage zu zwingen und führt nun durch den Druck der Hand die Spitze des Schlauches dem Uhrzeiger entgegengesetzt (Fig. 144) im Kreis herum. Hat man am Ende des Bleirohrs einen kleinen Zeiger angebracht, etwa eine Nadel, die beim Beginn der kreisenden Bewegung nach unten zeigt, so findet man diese Nadel nach $^1/_4$ Umdrehung auf der linken Seite (von außen betrachtet), nach $^1/_2$ Umdrehung nach oben zeigend u. s. w.; man stellt also fest, daß die Drehung des horizontalen Teiles um seine Längsachse von außen gesehen in der Richtung des Uhrzeigers verläuft. Von dieser der kreisenden Bewegung entgegengesetzt gerichteten

Drehung kann man sich auch leicht überzeugen, wenn man auf dem Schlauch eine Längslinie anbringt, die man dann um die Achse des horizontalen Schlauchteiles rotieren sieht. Es wechselt also bei der kreisenden Bewegung in jedem Moment die vorausgehende Kante. Will man die kreisende Bewegung so ausführen, daß dauernd eine bestimmte Kante in der Bewegung vorausgeht, so braucht man nur das Schlauchende beim Herumführen festzuhalten; hat man es in dieser Weise einmal im Kreise herumbewegt, so ist am unteren Ende des Schlauches eine Torsion entstanden, die sich beim Loslassen des Schlauchendes sofort auflöst, wobei dann natürlich dieses dieselbe Drehung auf einmal ausführt, die zuvor während des ganzen Umlaufes erfolgte. Markieren wir nun auch an dem horizontalen und dem gebogenen Teil des Sproßendes einer Calystegia eine Kante durch eine Tuschlinie, so sieht man diese, gerade wie die Nadel im Modell, während der kreisenden Bewegung im Sinne des Uhrzeigers wandern. Hat die kreisende Bewegung das Sproßende um 360° entgegen dem Uhrzeiger herumgeführt, so hat es sich zugleich auch um 360° im Sinne des Uhrzeigers gedreht; mit anderen Worten nach einer vollen Kreisbewegung ist alles wieder beim alten, und es findet keinerlei Torsion im vertikalen Sproßteil statt.

Diese kreisende Bewegung hat man lange Zeit als eine autonome, aus inneren Ursachen erfolgende, betrachtet. Tatsächlich werden wir noch ähnliche Bewegungen kennen lernen, die autonom sind; bei den Windepflanzen aber kommt die kreisende Bewegung nur unter dem Einfluß der Schwere zustande, sie ist eine geotropische Bewegung. Durch die Erdschwere wird hier aber nicht eine obere oder untere Kante im Wachstum gefördert, sondern eine Flanke; bei den links windenden Pflanzen ist es die rechte Flanke (Gipfel von oben gesehen), die stärker wächst als die gegenüberliegende. Aber nicht am ganzen Sproß der Windepflanze findet eine solche „lateral geotropische" Reaktion statt; sie ist vielmehr auf die Uebergangsregion zwischen dem aufrechten und dem horizontalen Teil des Sproßendes beschränkt; der aufgerichtete Teil ist einfach negativ geotropisch, der horizontale diageotropisch. Wenn nun in dem gekrümmten Sproßteil durch die Schwerkraft die rechte Flanke im Wachstum gefördert worden ist, so wird das horizontale Ende anfangen zu kreisen; dabei muß es sich aber, wie wir gesehen haben, zur Vermeidung einer basalen Torsion um seine Achse drehen, und deshalb rückt eine andere Kante auf die rechte Flanke. Die geotropische Wachstumsförderung ergreift also successive immer neue Kanten, die auf die rechte Flanke gelangen.

Zum Beweise für die geotropische Natur der kreisenden Bewegung führen wir Folgendes an:

1. Wie Schwendener (1881) zuerst beobachtete und Baranetzky (1883) bald darauf bestätigte, hört diese Bewegung auf dem Klinostaten auf, die Achse streckt sich gerade und macht nur einige unregelmäßige Hin- und Herbewegungen, die offenbar inneren Ursachen entspringen (autonome „Nutationen", Vorlesung 41). Wollte man in diesen Nutationen die kreisende Bewegung wiederfinden und sagen (Wortmann 1886), diese sei autonom, werde aber durch die Schwerkraft in ihrer Richtung beeinflußt, so könnte man das gleiche von jeder beliebigen geotropischen Bewegung behaupten, denn solche Nutationen kommen überall vor. In der Tat hat Ch. Darwin (1881) den Versuch gemacht, alle geotropischen, ja überhaupt alle Reizbewegungen als

modifizierte Nutationen aufzufassen. Diese Anschauung hat sich indes nicht bewährt.

2. Stellen wir dem kreisenden Stengelende an der Spitze einen Stab entgegen, so hemmt dieser die Bewegung, und es entsteht im Stengel eine Spannung, weil die rechte Flanke fortfährt sich stärker zu verlängern, als die linke. Würde nun aus inneren Gründen nach einiger Zeit eine andere Kante im Wachstum gefördert, so müßte z. B. zunächst eine Hebung des Sproßendes erfolgen, wenn die untere Kante stärker wächst, später müßte die dem Stab anliegende Kante gefördert werden, und dabei müßte die Spannung aufgehoben werden. Von alledem ist aber nichts zu bemerken; Noll (1885) sah vielmehr in seinen diesbezüglichen Versuchen die Spannung stunden- und tagelang erhalten.

3. Drehen wir einen kreisenden Sproß von Calystegia um 180° und fixieren ihn, so daß also seine bisherige obere Kante nach unten schaut, so ist auch die im Augenblick zuvor geförderte und deshalb konvexe Kante nach links gekommen, die Konkavseite dagegen befindet sich jetzt rechts; dementsprechend sieht man alsbald die Krümmung sich abflachen und in die entgegengesetzte Richtung übergehen. — Gerade das schnelle Reagieren einer Kante, die plötzlich in die „Reizlage" gebracht wird und der Mangel an Nachwirkung in den früher gereizten Kanten könnten allenfalls den Verdacht erwecken, daß wir es hier mit anderen Verhältnissen zu tun haben, als beim gewöhnlichen Orthogeotropismus.

Damit dürfte die Ursache und die Mechanik der kreisenden Bewegung im wesentlichen klar gelegt sein. Von den Komplikationen, die durch die unregelmäßigen Bewegungen des Sproßgipfels entstehen, sehen wir ab; wir erwähnen nur, daß derselbe sich nicht immer einfach horizontal stellt. Es bleibt uns jetzt noch die Frage zu beantworten, was für eine Bedeutung die kreisende Bewegung für das Winden hat. Ein Winden beginnt an einem kreisenden Sproß mit weit überhängendem Gipfel erst dann, wenn wir ihm eine Stütze anbieten, die mehr oder minder lotrecht steht. Eine solche Stütze wird dann in lockeren und anfangs sehr flachen Schraubenlinien umwunden, die sich erst allmählich steiler aufrichten. Diese Aufrichtung erfolgt durch negativen Geotropismus und geht bei nachträglicher Entfernung der Stütze — unter sonst geeigneten Umständen — in eine völlige Geradestreckung der Schraubenwindung über, wobei der Stengel dann gedreht erscheint; wird die Stütze nicht entfernt, so tritt nur ein Engerwerden der Windungen und demnach ein Druck auf die Stütze ein. Das Charakteristische für die Schlingpflanzen liegt also darin, daß der Diageotropismus des horizontalen Sproßendes durch den Lateralgeotropismus des überhängenden Teiles allmählich in den negativen Geotropismus übergeht, der an der Basis allein existiert. Durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus kommt also die Windebewegung zustande. Die Stütze spielt insofern eine Rolle, als sie die sonst unvermeidliche Geradestreckung unmöglich macht; die Windebewegung soll aber auch ohne Stütze sich in ganz derselben Weise vollziehen, wie mit Stütze. Man weist als Beleg dafür auf die sog. freien Windungen, die an manchen Windesprossen auftreten, die über ihre Stütze hinausgewachsen sind, oder die abgeschnitten im Wasser stehen (Sachs 1882); sie sind aber ihrer ganzen Entstehung nach zu wenig genau bekannt, als daß man etwas

aus ihnen schließen könnte. Kommen auch sie durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus zustande, so müßte die Wachstumsfähigkeit an ihnen sehr viel früher eingestellt werden, als an normalen Sprossen. Für gewöhnlich bemerkt man aber am frei schwingenden Ende einer Schlingpflanze keine solche freie Windungen, vielmehr ist die Form des Gipfels nach einem vollen Umlauf der kreisenden Bewegung im wesentlichen unverändert; sie ist also in besonders einfachen Fällen eine Krümmung, die fast in einer Ebene verläuft. Wortmann (1886) und früher schon de Vries (1873) legten nun um die Spitze des Sprosses einen feinen Seidenfaden, führten diesen über eine Rolle und hoben durch ein leichtes Gewicht am anderen Ende des Fadens die Lastwirkung des überhängenden Sproßgipfels auf. Unter diesen Umständen tritt nach Wortmann nicht mehr die einfache kreisende Bewegung wie am frei schwingenden Sproß auf, sondern es werden anfangs flache, später steiler ansteigende Schraubenwindungen angelegt. Auch die Stütze wird vielfach ähnlich funktionieren, wie hier das Gewicht, d. h. sie wird den Stengel am Umsinken verhindern und dem negativen Geotropismus erlauben seine Wirkung auszuüben. Ob aber der Seidenfaden wirklich, wie Wortmann versichert, nur das Gewicht des Gipfels aufhebt, ohne die Bewegungen zu ändern, das können wir nicht entscheiden; es will uns jedoch so scheinen, als ob der Faden die Drehung des Gipfels um seine Achse verhindern müßte.

Es fehlt leider noch an einer in die Details gehenden Analyse des Windevorganges, und durchaus nicht alle Forscher sind der Ansicht, daß durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus allein die Windebewegung zustande käme. Bekannt ist, daß Schwendener (1881) außer diesen Faktoren noch eine sog. „Greifbewegung" für nötig hält. Die Spitze des windenden Triebes soll von Zeit zu Zeit mit der Stütze in Berührung kommen und durch die dabei sich ergebenden Spannungen sollen die Einkrümmungen zu „bleibenden" Windungen werden. Wir können diese Frage hier nicht verfolgen und verweisen auf die Literatur. (Außer den schon genannten Autoren wären noch Ambronn, Noll und Kolkwitz zu nennen.) Ebensowenig können wir auf die Torsionen eingehen, die so häufig an windenden Stengeln aufzutreten pflegen, die aber noch recht verschieden gedeutet werden.

Anstatt solche schwierige Probleme zu besprechen, wollen wir lieber zum Schluß noch über einige wichtige Erfahrungen berichten, die in deutlicher Weise unsere Auffassung von der Mitwirkung des Geotropismus bei der Windebewegung unterstützen. Kehrt man eine windende Calystegia um, so werden zunächst einige der jüngsten Windungen wieder locker, krümmen sich rückwärts und fangen dann an, in der gleichen Richtung wie bisher (also links) aufwärts zu winden. Die Auflösung schon gebildeter Windungen zeigt deutlich, daß in diesen der Lateralgeotropismus noch nicht erloschen ist; nach Inversstellung ist es die innere Flanke der Windungen, die im Wachstum gefördert wird, und deshalb müssen sich die Windungen wieder gerade strecken.

Wenn der Geotropismus an dem Windephänomen so stark beteiligt ist, dann begreift man auch, daß die Windepflanzen nur solche Stützen regelmäßig umschlingen können, die mehr oder weniger lotrecht stehen. Je länger übrigens das überhängende Sproßende ist,

desto geneigtere Stützen werden noch erfaßt, wie man das insbesondere beim Hopfenbau sehen kann.

Das regelrechte Umfassen der Stütze wird noch durch eine Eigentümlichkeit der Schlingpflanzen erleichtert, die wir bisher nicht erwähnt haben. Wie viele etiolierte Sprosse, haben die Schlingpflanzen außerordentlich lange Internodien mit zunächst sehr klein bleibenden Blättern. Daß diese erst nach Fixierung des tragenden Stengels an der Stütze ihre definitive Größe erreichen, hat mehrere Vorteile; erstens wird das Gewicht der Spitze nicht unnötig vermehrt, zweitens werden Hemmungen in der kreisenden Bewegung, wie sie durch ein Anstoßen großer Blätter an der Stütze erfolgen könnten, vermieden. Die Vorzüge langer Internodien bedürfen wohl keiner besonderen Besprechung, und so schließen wir hiermit unsere freilich recht fragmentarischen Bemerkungen über das Winden und damit über Geotropismus überhaupt ab.

Literatur zu Vorlesung 35.

Ambronn. 1884. Berichte math.-phys. Kl., Gesellsch. d. Wiss. Leipzig.
Baranetzky. 1901. Flora **89**, 138.
— 1883. Mém. de l'acad. de St. Pétersbourg. Ser. 2, **31**.
Czapek. 1895. Sitzungsber. Wiener Akad. **104**, 1197.
— 1898. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 175.
Darwin. 1881. Das Bewegungsvermögen d. Pflanze. D. v. Carus, Stuttgart.
Elfving. 1880 a. Arb. d. bot. Instit. Würzburg 2, 489.
— 1880 b. Acta Soc. Fenn. **12**.
Ewart. 1898. Annales jard. bot. Buitenzorg **15**, 187.
Frank. 1870. Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig.
Gorbel. 1880. Bot. Ztg. **38**, 790.
Hilburg. 1881. Unters. bot. Instit. Tübingen **1**, 23.
Kolkwitz. 1895. Ber. D. bot. Ges. **13**, 495.
Lidfors. 1902. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 343.
Miehe. 1902. Jahrb. wiss. Bot. **37**, 527.
Noll. 1885. Bot. Ztg. **43**, 664.
— 1885/7. Arb. bot. Inst. Würzburg **3**, 189 u. 315.
— 1892. Heterogene Induktion. Leipzig.
— 1896. Das Sinnesleben d. Pflanzen (Bericht Senkenbergsche Gesellsch. Frankfurt).
— 1901. Sitzungsber. niederrhein. Gesellschaft Bonn.
— 1902. Ber. D. bot. Ges. **20**, 403.
Pfeffer. 1875. Die periodischen Bewegungen. Leipzig.
— 1893. Die Reizbarkeit d. Pflanzen. Leipzig.
Sachs. 1865. Experimentalphysiologie. Leipzig.
— 1874. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 584.
— 1879. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 226.
— 1882. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 719.
Schenck, H. 1892. Beitr. z. Biologie u. Anatomie der Lianen. Jena.
Schwendener. 1881. Sitzungsber. Berlin. Akad. 1077.
— 1886. Sitzungsber. Berlin. Akad. 663.
Schwendener u. Krabbe. 1892. Abhandl. Berlin. Akad.
Stahl. 1884. Ber. D. bot. Ges. **2**, 383.
Treub. 1882/3. Annales Jard. de Buitenzorg **3**.
Voechting. 1882. Die Bewegungen d. Blüten u. Früchte. Bonn.
— 1898. Ber. D. bot. Ges. **16**, 37.
— 1902. Bot. Ztg. **60**, 87.
de Vries. 1873. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 317.
Wiesner. 1902. Sitzungsber. Wiener Akad. **111**, 733.
Wortmann. 1886. Bot. Ztg. **44**, 273; 601; 617.

Vorlesung 36.

Heliotropismus.

Auch die Verteilung des Lichtes dient der Pflanze zur Orientierung im Raum; man spricht demnach, so wie vom Geotropismus, auch von einem Phototropismus, oder — da in der Natur tatsächlich die Sonne als einzige Lichtquelle in Betracht kommt — spezieller von einem Heliotropismus der Pflanze. Zwischen Geotropismus und Heliotropismus bestehen eine große Anzahl von Analogien, deren wichtigste die folgenden sind:

1. Wie die geotropischen Krümmungen nur bei einseitig einwirkender Schwerkraft auftreten, so machen sich die heliotropischen nur bei einseitigem Lichteinfall bemerkbar. Derselbe Apparat, der die Pflanze der einseitigen Schwerewirkung entzieht, der Klinostat, erlaubt uns auch die heliotropischen Krümmungen zu verhindern, wenn wir die Pflanze auf ihm in normaler Stellung um eine vertikale Achse rotieren lassen. Denselben Effekt kann man natürlich auch erzielen, wenn man die Lichtquelle um die Pflanze rotieren läßt, oder wenn man die letztere allseitig gleich stark beleuchtet, z. B. durch diffuses Tageslicht.

2. Die einzelnen Organe der Pflanze reagieren in verschiedener Weise auf eine einseitige Beleuchtung. Die orthotropen stellen sich in die Lichtrichtung und wachsen entweder positiv heliotropisch zur Lichtquelle hin, oder negativ heliotropisch von ihr weg. Die plagiotropen Organe dagegen stellen sich unter einen bestimmten Winkel zum einfallenden Licht. Fast durchweg sind die in bezug auf die Schwere orthotropen Organe auch bei heliotropischer Reizung orthotrop, und das plagiotrope Verhalten anderer Organe tritt ebenfalls beim Helio- wie beim Geotropismus in gleicher Weise hervor. Meistens besitzt ein bestimmtes Organ für Licht und Schwere Empfindung, und wenn die von beiden Kräften eingeleiteten Reaktionen sich nicht gegenseitig aufheben sollen, so muß ein positiv geotropisches Organ negativ heliotropisch, ein negativ geotropisches positiv heliotropisch sein; die Erfahrung lehrt denn auch, daß das zumeist der Fall ist.

Aus den bestehenden Analogien hat man den Schluß gezogen, daß Geotropismus und Heliotropismus zwei eng verwandte Erscheinungen seien, und man hat sie deshalb auch vielfach gemeinsam behandelt. Die hier durchgeführte Trennung wird sich durch den späteren Nachweis großer Differenzen zwischen beiden motivieren.

Wie eben angedeutet, wirken in der Natur Licht und Schwere meist gleichzeitig auf die Pflanze, und man müßte ohne nähere Kenntnisse annehmen, daß die Wirkungen beider sich nicht selten durchkreuzen und aufheben; wenn aber beide die Pflanze im gleichen Sinne beeinflussen, dann würde man erst recht nichts über die eine Komponente, den uns hier interessierenden Heliotropismus, erfahren, es sei denn, daß man den Geotropismus ganz ausschließen kann. Dies ist nun in der Tat möglich; man kann die Pflanze um die horizontale Achse des Klinostaten in vertikaler Ebene rotieren lassen, und kann sie dabei so aufstellen, daß sie nur von einer Seite Licht empfängt, wenn man die Ebene, in der die Rotation erfolgt, parallel zu einem Fenster stellt, durch welches das Licht einfällt. Allein die Er-

fahrung hat gezeigt, daß eine so komplizierte Versuchseinrichtung meistens gar nicht nötig ist, da der Einfluß des Lichtes sich vielfach so geltend macht, als ob ein Geotropismus überhaupt nicht vorhanden wäre. Wir begnügen uns hier mit der Konstatierung dieser Tatsache, die sehr wichtig ist, und kommen erst später im Zusammenhang auf sie zurück (Vorl. 37).

Die Grunderscheinung des Heliotropismus kann man an jeder beliebigen Pflanze sehen, die in einiger Entfernung vom Fenster in einem Zimmer kultiviert wird. Nehmen wir an, es handle sich um eine Keimpflanze von Sinapis alba, die in Wasserkultur wachse (Fig. 145); da bemerkt man nach kurzer Zeit, daß der Keimstengel sich dem Fenster zu krümmt, bis er ungefähr in der Richtung des einfallenden Lichtes steht. Er ist also orthotrop und positiv heliotropisch. Umgekehrt verhält sich die Wurzel, sie ist orthotrop und negativ heliotropisch. Die Blätter dagegen stellen sich teils passiv, durch die Krümmung des Stengels, teils aktiv so, daß ihre Oberseite vom Licht getroffen wird; sie sind also plagioheliotropisch. Positiven Heliotropismus findet man in weiter Verbreitung bei den Stengeln der höheren Pflanzen, insbesondere bei den Keimstengeln; ebenso tritt er an den orthotropen Blättern auf, die an den Keimlingen vieler Monokotylen zu sehen sind. Er ist indes keineswegs auf chlorophyllführende Pflanzenteile beschränkt, denn er kommt bei vielen Pilzen vor; so krümmen sich z. B. die Stiele der Fruchtkörper von Peziza Fukeliana und von Coprinus, die Perithecien mancher Pyrenomyceten und auch die einzelligen Sporangienträger von Phycomyces, Mucor, Pilobolus dem Lichte zu. Auch einige wenige Wurzeln, so z. B. die von Allium sativum, sind positiv heliotropisch.

Fig. 145. Keimpflanze von Sinapis alba. Die Pfeile markieren den Lichteinfall. Der Keimsproß ist positiv, die Wurzel negativ heliotropisch. Nach Sachs, Vorlesungen (1882).

Ueber den Vorgang der positiv heliotropischen Krümmungen sind wir bei weitem nicht so genau orientiert, wie über die geotropischen Bewegungen. Das Wenige aber, was wir wissen, spricht dafür, daß die heliotropische Krümmung von der geotropischen gar nicht verschieden ist. Die Uebereinstimmung macht sich zunächst darin geltend, daß auch die heliotropische Krümmung — wenn wir von den Blattgelenken absehen — auf ungleichseitigem Wachstum der Gegenseiten beruht, und daß wahrscheinlich im allgemeinen das Wachstum der Konkavseite verlangsamt, das der Konvexseite beschleunigt wird; somit dürfte also die Mittelzone vielfach bei der Krümmung mit ungeänderter Geschwindigkeit weiter wachsen. Im allgemeinen wird auch beim Heliotropismus die Zone des stärksten Wachstums den ersten Anfang der Krümmung zeigen, die dann basalwärts fortschreitet und in dem letzten wachstumsfähigen Abschnitt dauernd fixiert wird, während die Spitze sich wieder gerade streckt. Ausnahmen von diesem Verhalten werden wir später kennen lernen.

Man wollte früher die positiv heliotropischen Krümmungen in einer sehr einfachen, gewissermaßen rein mechanischen Weise erklären (de Candolle 1832). Man ging von der bekannten Tatsache aus,

daß das Längenwachstum vieler Organe durch Beleuchtung gehemmt, durch Verdunklung gefördert wird. Wenn also ein Organ auf der einen Seite heller beleuchtet ist, als auf der anderen, so muß die helle Seite kürzer bleiben und dementsprechend konkav werden, das Organ muß sich positiv heliotropisch krümmen. Diese Auffassung wurde schon durch ein näheres Studium der negativ heliotropischen Organe stark erschüttert. Negativer Heliotropismus findet sich bei manchen Bodenwurzeln, vor allem aber bei den Luftwurzeln; dann bei vielen Ranken, am Hypokotyl der Mistel und (von einzelligen Objekten) an den Wurzelhaaren der Farne und Lebermoose etc. Auch diese Pflanzenteile wachsen im Dunkeln schneller als am Licht, sie müßten also bei einseitiger Beleuchtung ganz dieselbe Krümmung erfahren, wie die positiv heliotropischen Organe. Wenn sie das nicht tun, wenn bei ihnen die beleuchtete Seite stärker wächst und konvex wird, so wird man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen dürfen, daß die heliotropische Krümmung nicht durch die unmittelbare Reaktion verschieden stark beleuchteter Stellen zustande kommt. Wie beim Geotropismus, so haben wir es auch beim Heliotropismus mit einer einheitlichen Reaktion der ganzen Pflanze auf einen äußeren Reiz zu tun.

Zur völligen Gewißheit mußte diese Auffassung werden, nachdem bewiesen worden war, daß ein und dasselbe Organ je nach Umständen positiv oder negativ heliotropisch reagiert; diesen Nachweis hat in ausgedehnterem Maße zuerst Berthold (1882) bei gewissen Meeresalgen erbracht, die er bei schwachem Licht positiv, bei stärkerem Licht negativ heliotropisch fand; Stahl (1880) hat Aehnliches bei Vaucheria beobachtet, und Oltmanns (1897) hat den Reaktionswechsel bei Phycomyces in genauer Weise experimentell verfolgt, indem er diesen Pilz in verschiedener Entfernung von einer elektrischen Bogenlampe wachsen ließ. Schon eine halbe Stunde nach Beginn des Versuches fand er die Sporangienträger in einer Entfernung von 80 cm von der Lichtquelle (bei einer Lichtstärke von 8000 Hefnerlampen) in positiver Krümmung; in einer Entfernung von 20—30 cm dagegen (Lichtstärke ca. 100000 Hefnerlampen) waren negative Krümmungen zu verzeichnen. Aus dem Ergebnis dieses Versuches folgt aber mit Notwendigkeit, daß es eine Lichtintensität geben muß, die zwischen den eben genannten Intensitäten liegt und die keinen heliotropischen Effekt hat. In der Tat waren in Oltmanns Versuch die Fruchträger, die weiter als 30 cm und näher als 80 cm von der Lampe standen, gerade geblieben. Eine Stunde nach Beginn waren die negativen Krümmungen noch weiter vorgeschritten, aber bei 60—70 cm Entfernung war keine heliotropische Reaktion eingetreten.

Es kann also ein bestimmter Organismus in drei verschiedenen, durch die Lichtintensität bestimmten Zuständen sich befinden:

1. Zustand des positiven Heliotropismus;
2. Indifferenzzustand;
3. Zustand des negativen Heliotropismus.

Ehe wir den Oltmannsschen Versuchen weiter folgen, ist zunächst hervorzuheben, daß sie auf ein neues, bisher von uns nicht beachtetes Moment, nämlich auf die Lichtintensität hinweisen, von der in wesentlicher Weise der heliotropische Erfolg abhängt. Schon früher hatte Wiesner (1878) den Einfluß der Lichtintensität auf die heliotropische Krümmung in der Weise studiert, daß er etiolierte

Keimpflanzen im Dunkelraum einseitig durch eine Gasflamme von konstanter, aber recht geringer Intensität beleuchtete. Er brachte die Pflanzen in verschiedene, abgemessene Entfernung von dieser Lichtquelle und konnte so die Intensität des auf der Vorderseite der Pflanze zur Geltung kommenden Lichtes messen. Er bestimmte ferner den Beginn der Krümmung und die Neigung mit der vertikalen, die nach 4 Stunden erreicht war. Er sah z. B. bei Vicia sativa bei einer Lichtintensität von rund $^1/_2$ Walrathkerze die Krümmung am schnellsten eintreten (nach 1 Stunde 10 Minuten) und am weitesten gehen (bis zur Horizontalstellung). Mit Abnahme und mit Zunahme des Lichtes ergab die Messung, sowohl der Reaktionszeit wie des Neigungswinkels, übereinstimmend eine Abnahme der heliotropischen Reizung. Bei sehr großer Annäherung an die Flamme fand weder Krümmung noch überhaupt Wachstum statt, und das scheint zunächst ein Resultat zu sein, mit dem die Oltmannsschen Phycomycesversuche übereinstimmen. Bei näherer Betrachtung zeigt sich indes, daß die Lichtstärke in den Versuchen Wiesners eine sehr geringe war (ca. 200 Kerzen), während Oltmanns bei Phycomyces sowie bei etiolierten Keimen von Kresse und Gerste die Krümmung erst dann ausbleiben sah, als die Lichtstärke etwa 10000—15000 bezw. 400000—500000 und 500000—600000 Hefnerlampen betrug. Es müssen also bei Wiesner Schädigungen durch die Gaslampe mitgespielt haben, und dies drückt sich auch darin aus, daß er im Indifferenzstadium das Wachstum erloschen fand, was in Oltmanns Versuchsanstellung nicht der Fall war. Auch die untere Grenze der Lichtintensität suchte Wiesner festzustellen, doch brachten hier erst die späteren Untersuchungen seines Schülers Figdor (1893) genaue Angaben. Dieser fand, daß eine Lichtintensität von rund 0,002 Normalkerzen die Keimlinge von Vicia sativa nicht mehr zu heliotropischen Krümmungen reizt. Doch andere Pflanzen verhielten sich anders, Lepidium sativum z. B. war noch heliotropisch bei 0,0003 Normalkerzen und bei Raphanus sativus genügten 0,016 Kerzen schon nicht mehr zur Erzielung von Krümmungen.

Fassen wir die Resultate dieser Studien zusammen, so können wir sagen, es existiert eine gewisse niedrigste Lichtintensität, bei der die heliotropische Krümmung beginnt, diese Reizschwelle ist aber bei verschiedenen Pflanzen verschieden; es gibt dann zweitens eine Lichtintensität, bei der die Krümmung in kürzester Zeit und im größten Winkel erfolgt; drittens eine Lichtintensität, bei der gar kein Heliotropismus existiert, und diese Intensität entspricht nach Oltmanns dem Lichtbedürfnis des betreffenden Organismus oder Organs am besten; sie ist die optimale Helligkeit für sein Gedeihen, während die zweitgenannte Intensität das Optimum für die positiv heliotropische Krümmung ist. Endlich erreicht mit noch weiterem Steigen die Lichtintensität einen neuen Schwellenwert, nämlich den für die negative Krümmung. Negative wie positive Krümmung haben den Sinn, die Pflanze ins Lichtoptimum zu bringen. Es wird vielleicht einmal möglich werden, wenigstens für gewisse Pflanzenteile den Nachweis zu erbringen, daß auch bei negativer Krümmung nicht alle Intensitäten gleich wirksam sind, daß die negativ heliotropische Wirkung anfangs mit der Intensität steigt, später wieder abnimmt. So bekämen wir eine Kurve mit 3 Nullpunkten, wenn wir auf den Abszissen die Lichtintensitäten, auf den Ordinaten die heliotropische

Wirkung etwa durch die Reaktionszeit (bezw. deren Reziproke) auftragen. Eine solche Kurve könnte etwa folgende Gestalt haben:

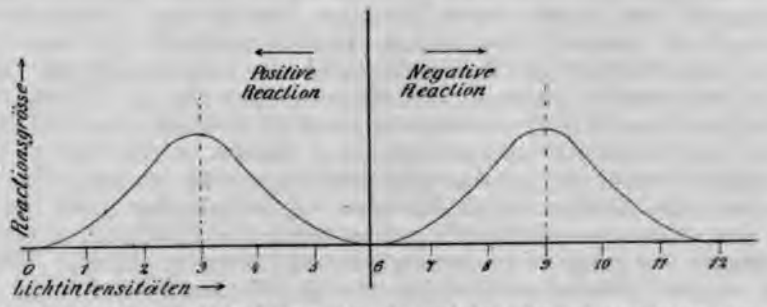


Fig. 146. Schematische Kurve, die Abhängigkeit der heliotropischen Reaktion von der Lichtintensität darstellend.

Wie Oltmanns (1892) hervorgehoben hat, wird nicht bei jedem Organismus die ganze Kurve realisiert sein; am meisten werden noch die Schattenpflanzen, zu denen ja auch Phycomyces gehört, Aussicht bieten, die positive und die negative Hälfte der Kurve aufzufinden. Die Sonnenpflanzen dagegen haben ein so hohes Lichtbedürfnis, daß wir schon zufrieden sein müssen, wenn es überhaupt gelingt nachzuweisen, daß sie bei einer gewissen Intensität nicht mehr positiv heliotropisch sind; negative Krümmungen gibt es nicht bei ihnen. Andrerseits dürften aber vielleicht die negativ heliotropischen Wurzeln Organe sein, die nur den negativen Teil der Kurve aufweisen: nur bei hohen Lichtintensitäten krümmen sie sich negativ heliotropisch und bei allen schwächeren Lichtintensitäten sind sie im Zustand der Indifferenz.

Kompliziert wird nun aber die heliotropische Reaktion noch dadurch, daß die Kardinalpunkte der Kurve (Null- und Höhenpunkte) keine feststehenden Werte für eine bestimmte Pflanze haben. Sie ändern sich vielmehr durch äußere Einflüsse und durch innere Vorgänge in der Pflanze. Unter den äußeren Faktoren ist hauptsächlich das Licht selbst zu nennen. Oltmanns (1892) fand, daß mit länger andauernder Beleuchtung die „Lichtstimmung" von Phycomyces zunimmt; Sporangienträger, die bei Beginn des Experimentes negativ waren, werden nach einigen Stunden indifferent oder gar positiv. Eine Kultur, die an einem Tag 10 Stunden lang kräftig beleuchtet worden war, zeigte am nächsten Tag ganz besonders die Tendenz „umzuschlagen". Auch auf die Schwelle der positiven Krümmung hat die vorherige Beleuchtung großen Einfluß, denn es ist bekannt, daß sie bei etiolierten Pflanzen viel niedriger liegt, als bei den am Licht kultivierten. Von inneren Faktoren, die von Einfluß auf die Lichtstimmung sind, nennen wir das Alter des Organs. Junge Fruchtträger von Phycomyces sind höher gestimmt als alte; letztere reagieren deshalb leichter negativ. Lange bekannt ist die heliotropische Umstimmung bei gewissen Blüten, die in der Jugend positiv heliotropisch, nach der Befruchtung dagegen negativ reagieren, z. B. Linaria Cymbalaria (Hofmeister 1867) und manche andere (Wiesner 1880, Hansgirg 1890). Hier tritt die Umstimmung offenkundig in den Dienst der Pflanze: zur Befruchtungszeit hat die am Licht befindliche Blüte am meisten

Aussicht von Insekten besucht zu werden, die Frucht aber wird im Schatten am besten geborgen sein; es ist zu vermuten, doch noch nicht im Detail erwiesen, daß ganz allgemein die heliotropischen Bewegungen zweckmäßig sind.

In den bisherigen Erörterungen nahmen wir einseitigen Lichteinfall an. Ein solcher trifft in der Natur in exquisiter Weise die Pflanzen, die am Waldesrand gedeihen, oder die unter Bäumen und Büschen wachsen; hier sind denn auch heliotropische Krümmungen deutlich genug zu sehen. Aber auch an frei exponierten Pflanzen wird man heliotropische Krümmungen erwarten, da doch die Sonne sie umkreist, und ihre Nordseite bedeutend weniger Licht erhält als die Südseite. Man sollte denken, solche Pflanzen krümmten sich dem intensivsten Licht zu, also nach Süden, oder sie hätten im Laufe des Tages verschiedene Stellungen, sie folgten einfach dem Lauf der Sonne. Daß die heliotropischen Krümmungen in der Tat so rasch verlaufen können, daß sie dem Lauf der Sonne zu folgen vermöchten, hat Wiesner (1901) experimentell bewiesen. Als er Keimlinge von Vicia sativa in 24 Stunden einmal um ihre Achse sich drehen ließ, während durch den Spalt einer feststehenden Verdunkelungsvorrichtung einseitig Licht einfiel, sah er die Keimlinge trotz der Drehung dauernd nach diesem Spalt geneigt. Aber in der Natur sieht man die Pflanzenorgane im allgemeinen weder dem Lauf der Sonne folgen, noch nach Süden übergeneigt. Das dürfte in erster Linie damit zusammenhängen, daß eben das direkte Sonnenlicht zu hell ist, um heliotropische Krümmungen zu erzielen. In der Natur kommen die heliotropischen Bewegungen nur unter dem Einfluß des diffusen Lichtes, nicht des direkten Sonnenlichtes zustande, worauf Wiesner mehrfach hingewiesen hat.

Es wurde schon erwähnt, daß in Wiesners (1878) Versuchen nur bei einer bestimmten Lichtintensität die Spitzen der Keimlinge sich genau horizontal in die Richtung des Lichteinfalls einstellten, also, wie wir annehmen müssen, in heliotropischer Ruhelage sich befanden; anderenfalls bildeten sie noch größere oder kleinere Winkel mit der Horizontalen, und es ist nicht bekannt, ob sie diese Abweichung von der Ruhelage ihrem Autotropismus verdanken, oder ob die faktisch von ihnen eingenommene Stellung eine resultierende zwischen geotropischer und heliotropischer Reizung darstellt. Beides ist möglich, doch das erstere will uns wahrscheinlicher dünken; jedenfalls ist es ganz sicher, daß der Autotropismus auch dem Heliotropismus entgegenarbeitet, so daß er also erst bei einer bestimmten Reizung überwunden werden kann. Eine dritte Möglichkeit wäre endlich die, daß die betreffenden Objekte überhaupt nicht orthotrop, sondern plagiotrop seien. Für die Hauptsprosse trifft dies nun aber ganz gewiß nicht zu, dagegen werden wohl viele Seitensprosse bei radiärem Bau plagiotrop sein. Da indes über diese Frage keine ausführlichen Untersuchungen vorzuliegen scheinen, so wollen wir uns sofort zu den dorsiventralen Organen wenden, deren Plagiotropie auch in Beziehung auf das Licht unzweideutig ist. Als Prototyp derselben können uns die Laubblätter der höheren Pflanzen dienen.

Die Laubblätter haben in der großen Mehrzahl der Fälle einen ausgesprochen dorsiventralen Bau, der darauf angelegt ist, daß die Oberseite normalerweise von intensiverem Licht getroffen wird, als die Unterseite. Die Lichtstellung des Laubblattes tritt nun am klarsten

hervor, wenn wir uns zunächst an den einfachen Fall halten, daß diffuses Licht einseitig oder wenigstens auf der einen Seite stärker einfällt als auf der anderen. Kommt z. B. das stärkste diffuse Licht senkrecht von oben her, was im Walde nach Wiesners (1899) Untersuchungen die Regel ist, so stellen sich die Blattflächen genau horizontal. Fällt es aber horizontal ein, so werden sich die Blätter, je nach ihrer Stellung am Stengel recht verschieden verhalten müssen, wenn sie möglichst viel Licht auffangen wollen. Man wird aber im wesentlichen vier verschiedene Stellungen unterscheiden, in denen sich ein Blatt zu einer seitlichen Lichtquelle befinden kann: entweder ist es auf der vorderen beleuchteten, oder auf der beschatteten hinteren Kante inseriert, oder auf der rechten oder der linken Flanke. Die Bewegungen dieser Blätter verlaufen nach Frank (1870) folgendermaßen: „die an der Lichtkante stehenden Blätter krümmen sich, so daß ihre Oberseite konvex wird; das Blatt neigt sich nach unten und kehrt schließlich seine Fläche dem Licht zu. Dasselbe erreicht ein Blatt auf der Schattenseite dadurch, daß es auf der Oberseite konkav wird, sich also nach aufwärts krümmt. Die seitlichen Blätter können die optimale Lichtlage offenbar durch Krümmungen in der Ebene nicht erreichen, sie machen daher Torsionen, welche die Lamina vertikal stellen, so daß der eine Rand nach oben, der andere nach unten schaut, während die Fläche senkrecht zum Licht steht.“ Die beistehende Figur 147 gibt ein Bild dieses Verhaltens. — Wenn endlich die Beleuchtung die Unterseite des Blattes trifft, so tritt eine Torsion von 180° ein und stellt die normale Lichtlage her. Diesen Fall kann man im Freien an den Blättern der Trauerbäume beobachten, man kann ihn auch bei anderen Pflanzen durch Beleuchtung von unten (mittels Spiegel) jederzeit experimentell herstellen.

Fig. 147. Polygonum Fagopyrum. Heliotropische Bewegungen der Blätter. Die Pfeile bedeuten den Lichteinfall. Nach Frank, Lehrbuch der Botanik.

Wo nun die heliotropischen Bewegungen ausgeführt werden, das richtet sich ganz nach dem Bau und der Wachstumsverteilung des Blattes. Immer aber sind es natürlich möglichst basale Teile, seien diese als Blattstiel differenziert oder auch schon Teile der Lamina. Besondere Beachtung verdienen die Blätter mit langen Stielen, denn hier zeigt ja schon der Winkel, der normalerweise zwischen Stiel und Fläche besteht, daß diese beiden Komponenten des Blattes nicht gleichartig auf die äußeren Kräfte reagieren; der Blattstiel neigt zu einer mehr aufrechten, die Lamina zu einer mehr wagerechten Lage. Daß trotzdem die Bewegung des Stieles keine selbständige ist, sondern daß sie von der Lamina diktiert wird, werden wir später sehen. Sind die Blätter zusammengesetzt, so werden im allgemeinen, wenigstens von einem gewissen Alter an, die heliotropischen Bewegungen von den einzelnen Blättchen ausgeführt.

Die heliotropischen Krümmungen sind leicht verständliche Wachstumserscheinungen; dagegen sind wir über die Mechanik der Torsionen noch ganz unaufgeklärt. Man hatte lange Zeit ge-

glaubt, diese kämen nur dadurch zustande, daß eine Reihe von äußeren Faktoren, nämlich Licht, Schwerkraft, Eigengewicht der Organe, die einzeln für sich zu Krümmungen führen, bei gleichzeitiger Einwirkung Torsionen verursachen; allein die Erfahrungen der neueren Zeit haben sichergestellt, daß Torsionen auch dann auftreten können, wenn von äußeren Faktoren allein das Licht einwirkt. So hat Voechting (1888) nachdrücklich erklärt, daß bei den Blättern der Malvaceen rein heliogene Torsionen zustande kommen. Schwendener und Krabbe (1892) sahen diese freilich bei der großen Mehrzahl der Laubblätter auf dem Klinostaten nicht eintreten, wohl aber konnten sie dieselben mit Sicherheit bei gewissen Blütenstielen nachweisen. Auf eine Diskussion der verschiedenen Möglichkeiten, weshalb jedenfalls häufig bei einseitiger Beleuchtung auf dem Klinostaten keine Torsionen ausgeführt werden, können wir uns hier nicht einlassen; wir bemerken nur, daß überhaupt dorsiventrale Organe eigenartige Bewegungen auf dem Klinostaten ausführen, so z. B. Blätter eine auffallende „epinastische" Krümmung (vgl. S. 554, Anm. 1), und daß noch nicht sicher feststeht, ob sie auf dem Klinostaten geotropisch gereizt werden oder nicht. — Wenn von äußeren Faktoren das Licht zur Erzielung von Torsionen genügt, so könnte immer noch ein innerer Faktor (Nolls (1885/87) Exotropie) mitbeteiligt sein, worüber die Entscheidung noch ausstehen dürfte. Sollten aber die Torsionen überhaupt nicht als Resultante zweier Krümmungen aufgefaßt werden können (Schwendener und Krabbe 1892), so ständen wir der Mechanik ihres Zustandekommens völlig verständnislos gegenüber. Nur das eine scheint festzustehen, daß es sich nämlich auch bei den Torsionen im allgemeinen um Wachstumsvorgänge handelt.

Freilich gilt das nicht in allen Fällen. Eine nicht geringe Zahl von Blättern vermag, wie wir früher gesehen haben, in besonderen Gelenken, ohne Wachstum, nur durch Turgoränderung, geotropische Bewegungen auszuführen, und dieselben Gelenke sind dann auch zu heliotropischen Aktionen befähigt. Bei Robinia Pseudacacia z. B. stehen die Hauptblattstiele und ihre Gelenke im großen und ganzen ziemlich fest, während die Fiederblättchen tagsüber in fortwährender Bewegung sind. Bei schwachen Lichtintensitäten kehren dieselben Stellungen wieder, wie wir sie bei den durch Wachstum vermittelten Blattbewegungen kennen gelernt haben; nehmen wir also der Einfachheit wegen an, der Hauptblattstiel stehe genau horizontal, und das stärkste diffuse Licht falle von oben ein, so finden wir sämtliche Foliola in der Horizontalen ausgebreitet; fällt aber das Licht in der Richtung des Blattstieles von vorn ein, so drehen sich die Blättchen im Gelenk um 90° so daß sie also ihre Flächen vertikal richten, senkrecht zum Licht. Eine ganz neue Erscheinung tritt uns aber entgegen, wenn wir starkes Licht, direkte Sonnenstrahlen, von oben auf das Blatt einfallen lassen. Unter diesen Umständen erheben sich die horizontal stehenden Fiederblättchen, und je zwei einander gegenüberstehende bilden anstatt Winkel von 180°, solche von 90 oder noch weniger Graden, indem sie die Oberseiten nähern. Auch bei einer beliebigen anderen Lage im Raum machen die Fiederblättchen derartige Bewegungen, daß sie dem Licht einen geringeren Einfallswinkel bieten oder gar ihm eine Kante zukehren. Wir haben also hier zwei extreme Stellungen, eine „Flächenstellung", die schwaches Licht möglichst ausnützt, und eine „Profilstellung", die starkes Licht am

Organ vorbeigleiten läßt. Ob nun das starke Licht an sich schädigend wirkt, oder ob nur die zu starke Transpiration vermieden wird, jedenfalls sind die Bewegungen zweckmäßige. Insbesondere sind auch die Mittelstellungen zweckmäßig, denn sie gestatten offenbar, eine der Lichtintensität angepaßte Lichtquantität aufzufangen.

Die Blätter ohne Gelenke sind nun aber nicht imstande, fortwährend ihre Stellung zu ändern, sie nehmen, solange sie wachstumsfähig sind, eine bestimmte fixe Lichtlage an, und diese wird im allgemeinen nicht durch das direkte Sonnenlicht, sondern durch das stärkste diffuse Licht bestimmt; die Blattflächen stellen sich zu diesem senkrecht. Eine solche Stellung garantiert dem Blatt jedenfalls an trüben Tagen oder an schattigem Standort das Auffangen einer maximalen Lichtmenge, andrerseits scheint das direkte Sonnenlicht, schon weil es im Laufe des Tages fortwährend seine Richtung ändert, diese Blätter jedenfalls nie zu schädigen. Bei gewissen Pflanzen, den sog. Kompaßpflanzen (Stahl 1881), wird aber die fixe Lichtlage tatsächlich durch das direkte Sonnenlicht bedingt. Diese Pflanzen, zu denen unter den einheimischen Lactuca scariola gehört, haben an schattigem Standort die gewöhnliche Blattorientierung, an exponierten Lokalitäten aber machen ihre Blätter derartige Krümmungen und Drehungen, daß sie ihre Lamina vertikal und zwar nach Süden oder nach Norden wenden; die Blätter sind demnach um die Mittagszeit in Profilstellung, am Morgen und am Abend dagegen in Flächenstellung zu den einfallenden Sonnenstrahlen. Für die nach Norden oder Süden am Stengel inserierten Blätter genügt eine basale Torsion, um sie in die Profilstellung zu bringen; dagegen haben die nach Osten oder Westen zu entstehenden kompliziertere Bewegungen auszuführen, um in vertikale Nord-Südlage zu gelangen, denn sie begnügen sich nicht etwa damit, durch einfache Aufwärtskrümmung sich mit ihrer Oberseite dem Stengel anzupressen, sondern sie krümmen sich auch in der Mittelrippe nach Norden oder nach Süden.

Die Blätter der Kompaßpflanzen sind im ausgebildeten Zustand nicht dorsiventral gebaut, ihre Ostseite hat die gleiche Struktur wie die Westseite. Bilateraler Bau und im Zusammenhang damit vertikale Stellung der Blattfläche kommt nun sehr häufig vor, es sei an Iris und viele neuholländische Akazien und Myrtaceen erinnert. Bei Iris dürfte die Vertikalstellung des Blattes, wenngleich eine Orientierung zu einer bestimmten Himmelsrichtung mit ihr nicht verbunden ist, doch dahin führen, daß die hellsten Strahlen der Sonne, mindestens im Hochsommer und in südlichen Ländern, nicht so voll auf die Lamina auftreffen, als das bei Horizontallage der Fall wäre; dagegen müssen wenigstens einzelne Blätter der Myrtaceen und Akazien, die ja nicht zum Erdboden, sondern zu dem tragenden Zweig vertikal orientiert sind, von der vollen Mittagssonne senkrecht getroffen werden. Es ist demnach zweifelhaft, ob hier die Stellung des Blattes als ein Schutz vor zu großer Insolation betrachtet werden kann. Möglich, daß diese Blätter überhaupt nicht vom Licht beeinflußt werden. Ganz sicher ist das der Fall bei manchen radiär gebauten Blättern, z. B. denen der Kiefer, von Sedum acre etc., deren fixe Lage derartig ist, daß ebenso häufig die Oberseite wie die Unterseite den stärksten Lichtgenuß hat.

Von weiteren Angaben, insbesondere über den tatsächlichen Lichtgenuß der Blätter verschiedener Typen, sowie über das Verhältnis

des Lichtgenusses auf der Oberseite zu dem der Unterseite müssen wir absehen, und wir wollen aus den reichen diesbezüglichen Studien J. Wiesners (1899) nur noch eine Tatsache herausheben. Wiesner zeigte nämlich, daß es neben den Blattypen, die durch ihre Stellung einem Uebermaß von Licht vorbeugen (Gelenkblätter, Kompaßpflanzen), auch noch andere gibt, die durch ihre Form ähnliches erzielen. Es läßt sich experimentell nachweisen, daß auf ein ebenes Blatt stets mehr Licht auffällt, als auf ein konkav oder konvex gekrümmtes, und dementsprechend ist anzunehmen, daß die weitverbreitete Erscheinung unebener Blattflächen als Schutz gegen zu große Insolation zu deuten ist.

In der Besprechung weiterer Fälle von dorsiventralen, heliotropischen Organen müssen wir uns sehr beschränken. Wir sehen also von den Blüten ab (Noll 1885/87, Schwendener 1892) und behandeln nur noch gewisse Organe, die nicht schon von Haus aus dorsiventral sind, sondern bei denen die Dorsiventralität durch äußere Faktoren induziert wird. Die Keimpflanze des Kürbisses ist orthotrop und positiv heliotropisch; wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat, tritt hart über den Kotyledonen eine scharfe Krümmung auf, die nach der Lichtquelle hin erfolgt, aber nicht zur Ruhelage in der Richtung des Lichtes führt, sondern den epikotylen Sproß horizontal stellt; er wächst dann in dieser Richtung weiter und wird äußerlich dorsiventral, wenn auf der Unterseite Wurzeln entstanden sind (Czapek 1898). Ein Seitenstück zu dem Verhalten des Kürbißsprosses finden wir bei Hedera Helix (Sachs 1879, 272). Hier ist der Keimsproß negativ heliotropisch und wächst bald in ungefähr wagerechter Richtung fort. Keimpflanzen von Hedera und Cucurbita bei einseitiger Beleuchtung nebeneinander stehend müssen demnach ihre Sprosse nach entgegengesetzter Richtung wenden; man sieht also dem fertigen plagiotropen Sproß noch die Abkunft vom orthotrop negativ- bezw. positiv-heliotropischen Keimling an. Auch bei Hedera treten auf der Unterseite Luftwurzeln hervor, es ist aber bekannt, daß die einmal induzierte Dorsiventralität keine inhärente ist, daß es vielmehr jederzeit gelingt, am Zuwachs eine beliebige Flanke zur Bauch- oder zur Rückenseite zu machen, wenn man sie beschattet oder beleuchtet; vermutlich wird es sich mit Cucurbita ähnlich verhalten. Auf dem Klinostaten bleiben beide Pflanzen bei allseits gleicher Beleuchtung orthotrop. Also streng dorsiventrale Sprosse sind das überhaupt nicht, sie werden, wenn sie aus der Ruhelage herausgebracht sind, diese nicht unter allen Umständen durch Krümmung oder Drehung wieder zu erreichen suchen, sondern sie werden sich auch durch Veränderung ihrer Struktur der neuen Lage anpassen.

Ganz anders verhält sich Marchantia. Die Brutknospe, aus der man sie zu kultivieren pflegt, ist bilateral, und die stärker beleuchtete Seite derselben wird zur Oberseite des Thallus; die einmal hergestellte Dorsiventralität läßt sich aber durch Wechsel der Beleuchtung nicht mehr umkehren. Auf eine Veränderung der Lichtrichtung reagiert deshalb die Pflanze im wesentlichen wie ein Laubblatt; Frank hat schon hervorgehoben, daß nicht nur einfache Krümmungen, sondern auch Torsionen den Thallus in seine alte Lichtstellung zurückführen (vgl. Sachs 1879, Czapek 1898). — An dieser Stelle wären endlich noch diejenigen Seitenzweige zu nennen, die der Anlage nach radiär sind, die aber unter dem Einfluß des einseitigen Lichteinfalles, gerade so wie durch die Schwerkraft (S. 560) dorsiventral werden. Es können

dabei die Blattinsertionen unverändert bleiben, und nur die Blattstiele oder Blattbasen eine Drehung der Lamina auf die Flanke bewirken (Acer, Abies), oder es treten (z. B. bei Cornus mas u. a.) heliogene Stammtorsionen auf, die schließlich denselben Dienst tun, wenn sie den Ansatzpunkt des Blattes auf die Flanken führen.

Unsere Musterung der heliotropischen Erscheinungen war aus zwei Gründen eine flüchtige. Für die orthotropen Organe wäre eine ausführlichere Behandlung überflüssig, weil hier alles im wesentlichen klar ist, für die plagiotropen aber ist sie nicht zu geben, weil die Erscheinungen hier kompliziert sind, und die Untersuchungen im einzelnen noch sehr viel zu wünschen übrig lassen. Das Gesagte wird aber genügen, um als Vorbereitung zu dienen für die wichtigeren allgemeinen Fragen, zu denen wir uns jetzt wenden.

Es ist schon eingangs hervorgehoben worden, daß die ältere Erklärung der heliotropischen Krümmungen nur für orthotrope, positiv-heliotropische Organe zutreffend war und schon aus diesem Grund zu verwerfen ist. Jetzt haben wir die Vorgänge bei heliotropischen Bewegungen etwas näher ins Auge zu fassen, um womöglich einen Einblick in den Verlauf der Reizung zu gewinnen. Unsere Kenntnisse über den Reizvorgang haben sich sehr wesentlich erweitert, seitdem von Darwin (1881) gezeigt ist, daß in gewissen Fällen die heliotropische Bewegung an einer Stelle ausgeführt wird, die von dem Ort, wo das einseitige Licht einwirkt, ziemlich weit entfernt sein kann. Nachdem dann Rothert (1894) Darwins Versuche kritisch wiederholt und erweitert hat, gehört dieses Gebiet zu den genauest studierten in der ganzen Pflanzenphysiologie. Um gleich recht charakteristische Verhältnisse zu bekommen, betrachten wir die Keimlinge von Setaria oder einer anderen Graminee aus der Gruppe der Paniceen. Wie bei allen Gramineen ist hier ein erstes scheidenförmiges Blatt oberhalb des Scutellums ausgebildet, das wir der Einfachheit halber als Kotyledon bezeichnen wollen. Dieser ist von spindelförmiger Gestalt und erreicht seine definitive Länge von 3—6 mm in kurzer Zeit, während das darunterliegende etwas schlankere Stengelglied, das Hypokotyl, viel länger wächst und 5—6 cm lang werden kann. In Keimlingen von einem gewissen Alter ist demnach der Kotyledon völlig ausgewachsen, das Hypokotyl noch in starkem Zuwachs begriffen; während ganz zu anfang das Wachstum des Hypokotyls in seiner ganzen Ausdehnung erfolgt, finden wir später die Basis fertig ausgebildet und den stärksten Zuwachs unmittelbar unter der Spitze. Beleuchtet man einen derartigen Keimling einseitig, so tritt eine scharfe heliotropische Krümmung an der Spitze des Hypokotyls auf und rückt allmählich soweit abwärts, als es das Wachstum erlaubt (Fig. 148). Diese Krümmung tritt aber nur dann ein, wenn der Kotyledon einseitig beleuchtet ist, mag das Hypokotyl dabei am Licht oder im Dunkeln sich befinden. Verdunkeln wir den Kotyledon und lassen Licht einseitig auf das Hypokotyl fallen, so tritt keine heliotropische Bewegung auf. Demnach ist nur der Kotyledon imstande den Lichtreiz aufzunehmen, und nur das Hypokotyl kann die Krümmung ausführen; die Erregung, die

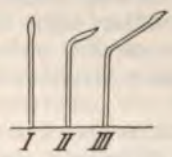


Fig. 148. Setaria viridis. Keimlinge. *I* ein gerader etiolierter Keimling mittleren Alters. *II* Derselbe heliotropisch gekrümmt. *III* Derselbe nach längerer einseitiger Beleuchtung. Nach Rothert, 1894. Fast nat. Größe.

das Licht im Kotyledon verursacht, muß also zum Hypokotyl geleitet werden, und nur auf solche zugeleitete Erregung tritt eine Krümmung ein. Wir haben also hier ein ausgesprochenes Organ zur Aufnahme des Lichtreizes, den Kotyledon, und, wie Rothert zeigte, ist die Spitze desselben ganz besonders empfindlich; wir haben andrerseits ein räumlich vom Perzeptionsorgan getrenntes Bewegungsorgan, das Hypokotyl, und in diesem fehlt die Perzeption völlig. Wir können aus diesem Verhalten ferner den Schluß ziehen, daß die Perzeption und die heliotropische Erregung zwei verschiedene Vorgänge sind,[1]) die auf differenten Eigenschaften des Protoplasmas beruhen, die auch insofern voneinander unabhängig sind, als zwar auf die Perzeption stets eine Erregung folgt (direkte Erregung), andrerseits aber nicht jede Erregung die direkte Folge einer an der betreffenden Stelle eingetretenen Perzeption sein muß, da Erregung auch zugeleitet werden kann (indirekte Erregung). Man könnte nun aus unserem Versuche den Schluß ziehen, diese beiden Arten von Erregung seien grundverschiedene Vorgänge, denn nur nach indirekter, zugeleiteter Erregung, nicht aber nach der direkten, trete bei den Paniceen eine Reaktion ein. Wenn wir aber beachten, daß im jungen Kotyledon auch auf die direkte Erregung hin eine Krümmung erfolgt, wird es uns zur Gewißheit, daß die Erregungsvorgänge im Kotyledon zu allen Zeiten identisch sind mit denen im Hypokotyl, und wir werden das Ausbleiben der Krümmung des Kotyledons im späteren Entwicklungszustand einzig und allein auf das Erlöschen seines Wachstums zurückführen.

Mit dem Jugendzustand von Setaria vergleichbar sind die Verhältnisse, die wir bei den meisten Gramineen (den Poaeoideen) antreffen. Hier wird das Hypokotyl nicht entwickelt. Der Kotyledon nimmt dafür um so beträchtlichere Dimensionen an. Er perzipiert in seiner ganzen Ausdehnung einseitigen Lichteinfall, aber die Erregung und demgemäß die Reaktion ist am energischsten, wenn die Spitze einseitig beleuchtet wird. Diesen Schluß kann man aus mehreren Tatsachen ableiten. Schon der Verlauf der gewöhnlichen heliotropischen Krümmung spricht dafür. Betrachten wir diese z. B. bei Avena (Fig. 149), so zeigt sich ihr Beginn unmittelbar unter der Spitze (*b*); nach $3^1/_2$ Stunden (*c*) hat sie schon das ganze Organ ergriffen; später streckt sich die Spitze (nach mancherlei auch zu Rückkrümmungen führenden Oszillationen, die vermutlich autotropischer Natur sind) wieder gerade, und die Krümmung lokalisiert sich, unter Verminderung des Radius, an der Basis (*d*). Untersucht man nun die Verteilung des Wachstums im Keimling, so zeigt sich das Maximum etwa in einer Entfernung von 5 bis 10 mm von der Spitze, und von diesem Punkt

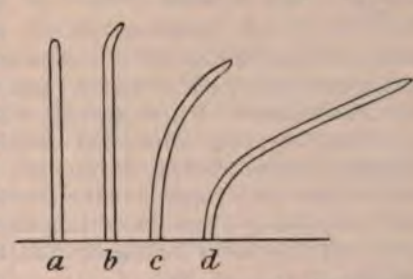


Fig. 149. Heliotropische Krümmung bei Avena. Nach Rothert. $1^1/_2$ der nat. Größe. Aus Detmers Praktikum. *a* Beim Beginn des Versuches, *b* nach $1^1/_2$ Stunden, *c* nach $3^1/_2$, *d* nach $9^1/_2$ Stunden.

[1]) Das bestärkt uns in der Auffassung, die wir in dieser Hinsicht beim Geotropismus entwickelt haben, vgl. S. 548.

aus tritt nach oben hin eine sehr rapide, nach unten hin eine ganz allmähliche Abnahme ein. Demnach beginnt also die heliotropische Krümmung hier nicht in der Zone des stärksten Zuwachses, sondern gerade in einer sehr schwach wachsenden Region, und daraus folgt, daß an der Spitze die Erregung eine größere sein muß als weiter unten, denn bei gleich großer Erregung müßte ja offenbar in der stärkst wachsenden Zone die Krümmung zuerst beginnen. Zum gleichen Schluß über die Verteilung der heliotropischen Empfindlichkeit kommen wir auch auf anderem Wege. Heliotropische Krümmung tritt bei Avena ein, wenn wir den ganzen Kotyledon, oder nur seine Basis oder nur seine Spitze einseitig beleuchten. Der Effekt ist aber in den drei Fällen nicht identisch; am frappantesten tritt das hervor, wenn wir durch eine geeignete Hülle aus schwarzem Papier, deren Form aus Figur 150 *I* hervorgeht, dafür sorgen, daß das Licht auf das obere Ende des Keimlings nur von rechts, auf das untere nur von links fällt. Nach $^5/_4$ Stunden haben sich die Teile des Keimlings dem Lichteinfall entsprechend gebogen, das Ganze hat S-gestalt. Nach fünf Stunden (Fig. 20, *II*, *III*) aber hat die vom Spitzenteil basalwärts gewanderte Erregung die Linkswendung der Basis aufgehoben oder sogar in Rechtswendung übergeführt; die zugeleitete Erregung ist also stärker als die lokal entstandene. Die Region der Spitze, in welcher die Wirkung des Lichtes so besonders ausgeprägt ist, beschränkt sich auf wenige, höchstens 3 mm. — Aus den mitgeteilten Beobachtungen folgt zwingend, daß die Erregbarkeit der Basis des Keimlings (gemessen an der Reaktion) keine geringere ist, als die der Spitze, daß demnach die Perzeption schwächer sein muß; wenn wir also von geringerer Empfindlichkeit reden, so meinen wir damit den Perzeptionsvorgang und nicht die Erregung oder gar die Bewegung; aber es dürfte wohl auf verstärkte Perzeption allgemein größere Erregung folgen, doch kann trotz größter Erregung die Bewegung, wie wir sahen, ganz ausbleiben.

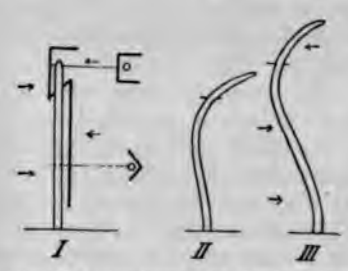


Fig. 150. *I* Schema der Verdunklungsvorrichtung für einen Avenakeimling. Die Pfeile geben die Lichtrichtung an. *II* und *III* Ergebnis des Versuches nach 5 Stunden. Ein horizontaler Strich markiert die Grenze der beiden verschieden gerichteten Lichtwirkungen. *II* Die Rechtskrümmung ist auch auf den Basalteil übergegangen. *III* Der Keimling ist im oberen Ende nach rechts, im unteren nach links gekrümmt. Nach ROTHERT, (1894, S. 17 u. 59.)

Von den anderen Beispielen, die für die Trennung von Perzeption und Reaktion bei heliotropischen Erscheinungen oder wenigstens für die ungleiche Erregung und die Leitung der Erregung an andere Orte bekannt geworden sind, wollen wir noch die Malvaceenblätter erwähnen, deren Verhalten durch VOECHTING (1888) klargestellt wurde. Wir haben hier eine Spreite, die im allgemeinen keine aktiven Bewegungen macht, und wir haben an sie direkt anschließend ein Gelenk, das durch Turgorschwankungen Krümmungen ausführt, und endlich den Stiel, der Wachstumsbewegungen zeigt. Der Kürze wegen beschränken wir uns auf die Betrachtung der Bewegungen des Ge-

lenkes. Diese können in ihm selbst induziert sein, oder sie können auf von der Lamina hergeleitete Erregung folgen.

Wirkt einseitige Beleuchtung nur auf das Gelenk ein, so benimmt sich dieses ungefähr wie ein positiv heliotropischer Stengel, und wenn es sich krümmt, so erteilt es dadurch der Blattlamina eine andere Neigung. Die Blattfläche aber beeinflußt das Gelenk so, daß es sie senkrecht zum einfallenden Licht stellt. Als nun Voechting Gelenk und Blattfläche durch eine geeignete Versuchsanordnung in Antagonismus brachte, zeigte sich, daß das Gelenk durch die von der Lamina her übermittelten Impulse viel mehr dirigiert wird, als durch die direkte Reizung; die letztere wird also durch eine zugeleitete entgegengesetzte Reizung völlig überwunden. — Es dürfte auch in anderen Fällen die Perzeption des Blattes maßgebend für die Bewegungen seines Stieles sein.

Durch Kohl (1894) ist ferner der Nachweis erbracht worden, daß der negative Heliotropismus der Wurzeln auf einer Perzeption in der Wurzelspitze beruht. Man könnte nun geneigt sein, aus der heliotropischen Spitzenperzeption bei den Gramineen und bei den Wurzeln zu schließen, daß auch die Geoperzeption lokalisiert sein müsse. Solche Analogieschlüsse sind aber zu verwerfen, erstens weil Geotropismus und Heliotropismus doch in physiologischer Hinsicht zu beträchtliche Differenzen aufweisen, zweitens weil vom biologischen Gesichtspunkt die heliotropische Perzeption in der Spitze des Kotyledons, in der Wurzelspitze und in der Blattfläche durchaus zweckmäßig erscheint, während ein Nutzen für die Lokalisation der Geoperzeption in der Wurzelspitze nicht erfindlich ist.

Nicht überall aber ist ein besonderes Organ für die Perzeption des Lichtreizes ausgebildet, oder findet die Perzeption am Orte der Bewegung weniger intensiv statt als anderswo — es gibt auch Pflanzenteile, die in der Motionszone anscheinend ebensogut perzipieren wie anderwärts, doch kann auch bei ihnen die heliotropische Erregung fortgeleitet werden (Rothert 1894).

Nachdem uns nun namentlich die Betrachtung der Gramineenkeimlinge klar gemacht hat, daß bei einer heliotropischen Krümmung mindestens vier verschiedene Prozesse auseinander gehalten werden müssen, nämlich die Perzeption, die Erregung, die Fortleitung der Erregung und die Krümmung, hätten wir jetzt diese Prozesse im einzelnen zu betrachten, soweit der gegenwärtige Stand unseres Wissens das erlaubt. Also zunächst die Perzeption. Bei der Schwerkraft konnten wir wenigstens mit Bestimmtheit sagen, daß die erste rein physikalische Wirkung in der Pflanze eine Gewichtswirkung auf das sensible Protoplasma sein muß. Wir kamen zu diesem Schluß, weil man die Wirkung der Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann. Das Sonnenlicht aber können wir zurzeit durch kein anderes Agens ersetzen, und so können wir auf diesem Wege hier nicht zu Schlüssen kommen. Man könnte ja freilich glauben, das Sonnenlicht wirke auch nicht anders, als die Schwere, hier wie dort handle es sich beim orthotropen Organ um Einstellung in die Richtung des wirkenden Agens, hier wie dort käme dieselbe im allgemeinen durch ungleichseitiges Wachstum zustande. Namentlich Sachs (vgl. Müller-Thurgau 1876 u. Sachs 1882) legte besonderen Nachdruck darauf, daß die heliotropische Ruhelage eines Organs in die Richtung der Strahlen fällt, so wie die geotropische Ruhelage

der Richtung der Schwerkraft liegt. Zur Reizung führt es also, enn Längsachse des Organs und wirkende Kraft einen Winkel lden. Ob SACHS selbst aus dieser Uebereinstimmung zwischen Geo- d Heliotropismus den naheliegenden Schluß zog, daß Schwerkraft d Licht auch rein physikalisch vergleichbar wären, wissen wir cht; jedenfalls könnte man ihn ziehen und die Hypothese aus- rechen, daß die Schwerkraft wie das Licht auf einer Wellen- wegung des Aethers beruhe — man könnte es, wenn eben die von CHS konstatierte Aehnlichkeit zwischen Geotropismus und Helio- pismus eine völlige Uebereinstimmung beider Reizer- scheinungen bewiese. Dies ist aber keineswegs der Fall.

Möglich, ja sogar wahrscheinlich ist freilich, daß die Reaktion, lso die Krümmung, in beiden Fällen die gleiche ist; wir kennen enigstens heute keine Unterschiede in dieser Hinsicht. Ja es könnte sogar die heliotropische Erregung identisch mit der geotropischen sein. Aber in der Perzeption bestehen zwischen den beiden anz bedeutende Unterschiede. Diese gehen aus gewissen Be- bachtungen von CORRENS (1892) in schlagendster Weise hervor. ls CORRENS den Einfluß des Sauerstoffs auf die tropistischen Be- vegungen studierte, stellte er fest, daß Helianthuskeimlinge bei nwesenheit der kleinsten Spuren von Sauerstoff noch geotropische ümmungen ausführen konnten, während für heliotropische Be- gungen ein sehr viel größerer Sauerstoffgehalt der Luft (ca. 1 Proz. r normalen Menge) nötig war; die geotropische Bewegung erlosch st, als das Wachstum zum Stillstand kam, es ist daher möglich, ß hier die Perzeption vom Sauerstoff ganz unabhängig ist, während ne heliotropische Perzeption nur bei relativ großer Sauerstoffmenge zustande kommt.

Wenn nun auch aus dieser Tatsache mit zwingender Notwendigkeit folgt, daß geotropische und heliotropische Perzeption grundverschieden sind, so könnte doch die SACHSsche Ansicht zu Recht bestehen, wonach die Lichtrichtung perzipiert würde. Um diese Theorie besser würdigen zu können, müssen wir sie mit den älteren Vorstellungen über Heliotropismus vergleichen. Nach diesen sollte die Bedingung einer heliotropischen Krümmung in einer ungleichen Lichtintensität an verschiedenen Seiten des orthotropen Organs liegen. Die Ruhelage wäre nur deshalb in der Lichtrichtung gegeben, weil dann alle Seiten gleich hell beleuchtet sind; bei einseitiger Beleuchtung würde aber nicht der Umstand, daß die Lichtstrahlen den Pflanzenkörper in schräger Richtung durchstrahlen, zur Perzeption führen, sondern die ungleich starke Beleuchtung auf der Licht- und auf der Schattenseite.

Wenn wir diese Auffassung heute wieder der SACHSschen gegenüberstellen, so müssen wir dabei nachdrücklich betonen, daß wir nicht der früher erwähnten DE CANDOLLEschen Vorstellung von der direkten Wirkung verschiedener Lichtstärken auf die Wachstumsgeschwindigkeit das Wort reden wollen. Wir haben sie schon oben (S. 570) widerlegt, und die Tatsachen, die wir z. B. bei den Gramineen kennen lernten, würden allein schon genügen, ihre völlige Haltlosigkeit darzutun. Wir fragen vielmehr nur nach dem Reizanlaß, der zur Perzeption führt, und stellen die Alternative: „empfindet die Pflanze die Richtung der Lichtstrahlen, oder empfindet sie eine ungleiche Helligkeit an verschiedenen Seiten ihres Körpers“? Tat-

sächlich muß ja bei einseitig einfallendem Licht die der Lichtquelle zugekehrte Seite der Pflanze heller beleuchtet sein, als die abgekehrte, und wenn die Einstellung der Längsachse in die Strahlenrichtung erfolgt ist, sind alle Seiten gleich hell. — Der Einfachheit wegen beschränken wir uns im folgenden auf orthotrope Organe. Die Sachssche Auffassung ist nun niemals bewiesen worden; die Tatsachen, die in der Müller-Thurgauschen (1876) Abhandlung stehen, und die nach Sachs (1882) diese Anschauung begründen sollen, lassen sich unseres Erachtens ebensogut verstehen, wenn man die andere Hypothese zugrunde legt. Von den Gründen, die man für die Sachssche Theorie anführen kann, scheint auf den ersten Blick noch am meisten bestechend die heliotropische Krümmung einzelliger und sehr durchsichtiger Pflanzenteile (Pilze, Wurzelhaare); hier könnte man sagen, eine Differenz in der Lichtintensität auf der Konkav- und Konvexseite existiere nicht, da der Lichtverlust durch Absorption in der Zelle ein zu geringer sei. Gemessen ist aber die Differenz nicht, und wie groß sie sein muß, um zur Perzeption zu führen, das wissen wir ja nicht.

In neuerer Zeit ist die Sachssche Auffassung sehr lebhaft durch Oltmanns angegriffen worden.

Oltmanns (1892) brachte seine Versuchsobjekte in einen Kasten, der nur von einer Seite her Licht, und zwar direktes Sonnenlicht, empfing. Dieses mußte aber zuvor ein hohles mit Tuschegelatine gefülltes Glasprisma passieren. War die Anordnung so wie es Fig. 151 zeigt, fiel also die Sonne senkrecht auf das Prisma, so mußte der Raum hinter demselben von parallelen Lichtstrahlen (in der Richtung der Pfeile) durchsetzt sein, während die Lichtintensität in diesem durchstrahlten Raum offenbar vom linken zum rechten Ende abnahm. Hinter dem Prisma wurden nun lotrecht wachsende Vaucheriarasen aufgestellt, und von diesen blieben nach einigen Stunden die in mittlerer Lichtintensität verweilenden Fäden ganz gerade, während die anderen von rechts oder links her mit der Spitze nach ihnen hinneigten. Die Krümmungen erfolgten also in einer Ebene parallel zur Außenwand des Kastens, senkrecht zur Strahlenrichtung, und sie waren je nach der Lichtintensität positiv oder negativ. Leider ist nur in ganz wenigen Versuchen bei Oltmanns die Verteilung der Lichtintensität und des Strahlenganges so einfach wie in dem angeführten Fall, und selbst in diesem ist es noch zweifelhaft, ob nicht doch auch Strahlen in der Richtung gingen, in der die Krümmung erfolgte. Wenn man auch zweifellos theoretisch einen Lichtintensitätsabfall unabhängig von der Strahlenrichtung erzielen kann, so wird in der Praxis auch das sauberste Experiment durch die Lichtreflexion von den Gefäßwänden, von Staubteilchen, schließlich von der Pflanze zu Störungen führen.

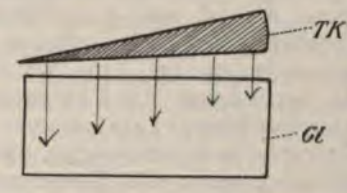


Fig. 151. Grundriß der Oltmannsschen Versuchsanordnung. *Gl* Glasgefäß mit den Versuchspflanzen. *Tk* Tuschekeil. Die Pfeile markieren die Lichtrichtung im Versuchsraum; ihre Größe die Intensität des Lichtes.

Auch Darwin (1881) hat einen Versuch angeführt, der beweisen soll, daß die heliotropische Krümmung nicht in der Richtung der

Strahlen erfolgt. Wollte man diesen Versuch in die denkbar beste Form bringen, so hätte man etwa einen Keimling von Setaria von zwei Seiten durch paralleles Licht von gleicher Intensität zu beleuchten; er muß dann selbstverständlich gerade bleiben. Nennen wir die beiden beleuchteten Seiten die „rechte" und die „linke" und verdunkeln die ganze hintere Hälfte des lichtempfindlichen Kotyledons etwa durch eine geeignete Stanniolkappe, so würde die vordere Hälfte nach wie vor in gleicher Weise durchstrahlt. Man sollte glauben, wenn die Sachssche Anschauung zu Recht besteht, so müßte jetzt eine heliotropische Krümmung ausbleiben. Nach dem Erfolg von Darwins Experiment ist aber gar nicht zu zweifeln, daß eine heliotropische Krümmung eintritt und zwar nach vorn, in einer Ebene, die senkrecht zu den Strahlen steht. Nach der Hypothese, die den Reizanlaß beim Heliotropismus in ungleicher Helligkeit antagonistischer Flanken sieht, wäre dieses Resultat selbstverständlich; es frägt sich nun, ob es wirklich der Sachsschen Hypothese widerspricht. Wahrscheinlich tut es das nicht, denn man kann sich wohl vorstellen, daß durch Brechung und Reflexion im Innern des Kotyledons eine Strahlenrichtung senkrecht zu der außen herrschenden zustande kommt.

Es ist also vielleicht überhaupt unmöglich, zu einer Entscheidung zwischen den beiden Hypothesen zu gelangen, weil es kaum gelingen dürfte, eine bestimmte Strahlenrichtung in der Pflanze ohne Intensitätsdifferenzen herzustellen, und weil Intensitätsdifferenzen ohne Lichtstrahlung vom hellen zum dunkeln Ort sich auch nicht realisieren lassen. Es ist also dem subjektiven Ermessen überlassen, welcher Hypothese man sich bedienen will; wir acceptieren hier aus Analogiegründen (vgl. Vorl. 37) die Intensitätsdifferenzhypothese. Dann muß der Pflanze die Fähigkeit innewohnen, die Helligkeit an differenten Punkten vergleichen zu können. Die orthotropen Organe machen heliotropische Krümmungen, wenn gegenüberliegende Flanken ungleich beleuchtet sind; die Krümmung sorgt dann für Aufhebung der Beleuchtungsdifferenz. Plagiotrope Organe dagegen sind gerade auf eine ungleiche Beleuchtung gestimmt. Halten wir uns an orthotrope Organe, so kann natürlich erst mit einer gewissen Differenz die „Reizschwelle" überschritten werden; diese kann nur durch Versuche bestimmt werden. Solche Versuche verdanken wir Massart (1888). Er hat Phycomyces in geeigneter Weise von zwei Seiten her ungleich stark beleuchtet und sah eine positiv heliotropische Reaktion eintreten, wenn die Helligkeiten mindestens im Verhältnis von 100 zu 118 differierten. Dieses Verhältnis fand er bei verschiedenen absoluten Lichtintensitäten immer gleich. Damit hat Massart die Gültigkeit des sog. Weberschen Gesetzes über die Beziehung zwischen Reizgröße und Empfindung, das wir bei anderen Reizerscheinungen noch ausführlicher zu besprechen haben, für den Heliotropismus erwiesen, und somit hat er eine früher schon von Pfeffer (1884) ausgesprochene Vermutung bestätigt. Weitere Untersuchungen sind aber noch dringend nötig, denn die Erfahrungen, die wir über die „Umstimmung" gemacht haben (S. 572), zeigen auf das klarste, daß nur innerhalb einer gewissen Lichtintensität dieses Gesetz gelten kann. Bei höheren Lichtintensitäten findet ja (im „Indifferenzzustand") keine Reaktion statt, offenbar auch wenn größere Differenzen in der Beleuchtung antagonistischer Seiten bestehen, als solche von 100:118. Im Gegensatz zu Massarts Ergebnissen muß man also erwarten, daß

der zur Reizbewegung führende Beleuchtungsunterschied mit der absoluten Lichtintensität sich ändert; die Gesetzmäßigkeiten dieser Aenderung bleiben noch aufzudecken. Ein Fülle von Fragen, die wir hier nicht einmal andeuten können, wird sich an solche Versuche anschließen.

Es fehlt freilich auch in der heutigen Literatur nicht an Experimenten, die sich die Aufgabe gestellt haben, die „Reizschwelle" beim Heliotropismus zu bestimmen (vgl. S. 571; Figdor 1893). Sie wurden aber nur mit einseitig einfallendem Licht ausgeführt und behandeln also nur einen Spezialfall; sie stellen fest, ein wie schwaches Licht noch zur heliotropischen Krümmung führt, wenn die Gegenseite möglichst dunkel gehalten wird.

Auch die zeitliche Schwelle des heliotropischen Reizes, also die sog. Präsentationszeit, hat man schon bestimmt. Sie beträgt nach Czapek (1898) für den Kotyledon von Avena und für Phycomyces 7 Minuten; für das Hypokotyl von Sinapis alba und Beta vulgaris 10 Minuten; für das Hypokotyl von Helianthus 20, für das Epikotyl von Phaseolus 50 Minuten. Wurde eines dieser Objekte die angegebene Zeit hindurch einseitig beleuchtet, so trat später im Dunkeln eine heliotropische Krümmung auf; ganz wie beim Geotropismus findet also auch hier eine Nachwirkung statt. Ob und inwieweit die Präsentationszeit von der Lichtintensität abhängt, ist noch ganz unbekannt.

Während also bei Schwerkraftwirkung in der Natur nur die Richtung, in der die Kraft ein Organ trifft, variabel ist, haben wir bei der Lichtwirkung mehrere Variabele: die Richtung, die Intensität und schließlich noch einen Faktor, den wir bisher nicht erörtert haben, die Qualität des Lichtes. Es ist aber schon lange bekannt, daß nicht die Strahlen jeder beliebigen Wellenlänge gleich wirksam sind. Die stärker brechbaren Strahlen, die an den formativen Lichtwirkungen besonders beteiligt sind (S. 378), erweisen sich auch als die heliotropisch wirksameren. Wiesner (1878) fand die Strahlen an der Grenze von Violett und Ultraviolett am wirksamsten, von da nahm die Wirksamkeit ab, so daß im gelben Licht überhaupt keine heliotropischen Krümmungen erzielt werden konnten. Solche traten aber, freilich nicht bei allen untersuchten Pflanzen, im roten Licht wieder ein und nahmen gegen Ultrarot noch zu. Negativ heliotropische Organe verhalten sich nach Wiesner ebenso wie die positiven.

Fragen wir nun näher nach der Wirkung des Lichtes, so muß dieses unter allen Umständen eine erste, rein physikalische oder chemische Wirkung ausüben, und diese kann erst dann zu einem heliotropischen Reiz führen, wenn sie an verschiedenen Seiten ungleich ausfällt. Worin aber die primäre Wirkung besteht, wissen wir nicht. Nicht unwahrscheinlich ist die Vermutung, daß das Licht zu gewissen chemischen Veränderungen führt. An einen Prozeß, der der Silbersalzzersetzung ähnlich ist, darf man freilich nicht denken, weil die roten Strahlen, die gar keine photographische Wirkung ausüben, in Wiesners Versuchen heliotropisch wirksam waren. Möglich freilich wäre es, daß der Heliotropismus im Rot eine Erscheinung für sich ist, die dem später zu behandelnden Thermotropismus an die Seite gestellt werden muß (Vorl. 37), und dann könnte dem Heliotropismus im engeren Sinn in der Tat eine Lichtwirkung zugrunde liegen, die wir kurz als photographische bezeichnen dürften. Andrer-

seits wäre es aber gewiß auch denkbar, daß bestimmte chemische Reaktionen gerade durch diejenigen Strahlenarten begünstigt würden, die WIESNER heliotropisch wirksam fand.

Einstweilen läßt sich mit der Vermutung, daß das Licht beim Heliotropismus chemisch wirksam sei, weiter nichts anfangen. Sollte sie aber einmal bewiesen werden können, so wäre damit gesagt, daß die Pflanze überhaupt nicht auf das Licht, sondern auf eine Wirkung desselben reagiert, der Heliotropismus wäre ein spezieller Fall des Chemotropismus (Vorl. 37), und er würde sich damit noch weiter vom Geotropismus entfernen, bei welchem, wie wir gesehen haben, auch nicht die Schwerkraft als solche, sondern erst die von ihr erzielte Gewichtswirkung zur Perzeption gelangt. Aber auch jetzt schon scheint uns der Unterschied zwischen Geotropismus und Heliotropismus groß genug, um die beiden Erscheinungen getrennt zu behandeln; denn die Aehnlichkeit beschränkt sich, um es noch einmal zu sagen, auf die Reaktion, auf die Krümmungsart, die Unterschiede liegen in der Perzeption.

Neben einer chemischen Wirkung des Lichtes wäre auch an eine mechanische zu denken. Nach MAXWELL muß in einem Medium, in welchem eine Lichtwelle sich fortpflanzt, in der Richtung der Fortpflanzung ein Druck herrschen, der ungefähr 0,5 mg auf den qm beträgt. Die Existenz dieses Druckes ist neuerdings von LEBEDEW (1901) experimentell erwiesen. Abgesehen von seiner geringen Größe sprechen aber auch andere Umstände dagegen, daß die heliotropische Perzeption mit diesem Druck zusammenhängt.

Wir hätten nun auf die anderen, der Perzeption folgenden Vorgänge in der Reizkette einzugehen. Wir nannten früher die Erregung, die Leitung der Erregung und endlich die Reaktion. Inzwischen ist noch ein weiterer Vorgang hinzugekommen: wir sahen, die Pflanze muß die Lichtintensität an verschiedenen Seiten vergleichen, und wir fragen da sofort: „vergleicht sie die Perzeption daselbst oder die Erregung"? Wir möchten vermuten, daß keines von beiden der Fall ist, sondern daß die Sache komplizierter ist. Wahrscheinlich wirkt das Licht in jeder Zelle, die es trifft, als Reiz und führt zu einer uns unbekannten Reaktion. Sind diese Reaktionen allseits gleich, dann tritt weiter keine Wirkung ein, sind sie aber ungleich, so führt diese Differenz zur heliotropischen Erregung etc. Ueber das Wesen der „Erregung" wissen wir nichts, auch über die Leitung der Erregung ist wenig bekannt. In den Versuchen ROTHERTS (1894) mit Gramineenkeimlingen konnte nur festgestellt werden, daß die Erregung basalwärts fortschreitet, und daß sie die Parenchymzellen als Weg benutzt. Man wird vermuten dürfen, daß die Protoplasmaverbindungen den Uebertritt von einer Zelle zur nächsten vermitteln. Den eigenartigen fibrillären Strukturen, die NEMEC (1901) beschrieben hat, dürfte indes keine besondere Rolle bei der Leitung der Erregung zufallen (HABERLANDT 1902). — Endlich vom letzten Glied der Kette, von der Reaktion ist uns wenigstens die nächste Ursache bekannt: ungleiches Wachstum bezw. ungleiche Turgordehnung. Somit sind unsere Kenntnisse über die wichtigsten Fragen des Heliotropismus zurzeit noch recht dürftige; manche von ihnen werden aber einer experimentellen Lösung zugänglich sein und könnten dann auch auf die anderen ein unerwartetes Licht werfen.

Literatur zu Vorlesung 36.

Berthold. 1882. Jahrb. wiss. Bot. **13**, 569.
de Candolle 1832. Physiologie végétale **3**, 1086.
Correns. 1892. Flora **75**, 87.
Czapek. 1898. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 175.
Darwin. 1881. Bewegungsvermögen. Deutsch v. Carus. Stuttgart.
Figdor. 1893. Sitzungsber. Wiener Akad. Math. nat. Kl. **102**, I. Abt., 45.
Franck. 1870. Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig.
Haberlandt. 1901. Biolog. Centralblatt **21**, 369.
Hansgirg. 1890. Ber. D. bot. Ges. **8**, 353.
Hofmeister. 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle, S. 293.
Kohl. 1894. Die Mechanik d. Reizkrümmungen. Marburg.
Lebedew. 1901. Annalen d. Physik IV, **6**, 433.
Massart. 1888. Bullet. Acad. Bruxelles III, **16**, 590.
Müller-Thurgau. 1876. Flora **59**, 65.
Nemec. 1901. Reizleitung und reizleitende Strukturen. Jena.
Noll. 1885/7. Arb. bot. Institt. Würzburg **3**, 189 u. 315.
Oltmanns. 1892. Flora **75**, 183.
— 1897. Flora **83**, 1.
Pfeffer. 1884. Unters. a. d. botan. Institut Tübingen **1**, 407.
Rothert. 1894. Cohns Beitr. z. Biol. **7**, 1.
Sachs. 1879. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 226.
— 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
Schwendener u. Krabbe. 1892. Abh. Berliner Akademie.
Stahl. 1880. Bot. Ztg. **38**, 412.
— 1881. Ueber sog. Kompaßpflanzen. Jena.
Voechting. 1888. Bot. Ztg. **46**, 501.
Wiesner. 1878/80. Die heliotr. Ersch. i. Pflanzenreich (Denkschriften d. K. K. Akad. Wien **39** u. **43**).
— 1899. Biol. Centralbl. **19**, 1.
— 1901. Biol. Centralbl. **21**, 801.

Vorlesung 37.

Zusammenwirken von Geo- und Heliotropismus. Thermotropismus und andere Tropismen.

Nachdem wir jetzt die heliotropischen und die geotropischen Bewegungen kennen gelernt haben, handelt es sich darum, Einsicht zu gewinnen in die Bewegungen, die bei gleichzeitigen oder in kurzem Intervall einander folgenden Licht- und Schwerereizen ausgeführt werden. Wir halten uns dabei vorzugsweise an das Tatsachenmaterial, das eine neuere Arbeit von Czapek (1895) geliefert hat.

Czapek experimentierte mit Pflanzen, die, wie die Keimlinge von Avena und Lepidium, eine heliotropische Krümmung unter optimalen Bedingungen mit demselben zeitlichen und Größeneffekt ausführen, wie eine geotropische. Er überzeugte sich also, daß bei den genannten Pflanzen auf dem Klinostaten unter einseitiger Beleuchtung eine Krümmung zur gleichen Zeit beginnt wie an anderen, im Dunkeln horizontal liegenden Keimlingen, daß ferner die heliotropische Krümmung hier auch in gleicher Weise fortschreitet wie die geotropische, und daß der Maximaleffekt der Krümmung (90° Ablenkung) in beiden Fällen zu gleicher Zeit erreicht wird. Untersucht wurde nun zunächst der Einfluß von *aufeinander folgenden* Reizungen. Die Keimpflanzen wurden

im Dunkeln so lange horizontal gelegt, bis die erste Spur der geotropischen Krümmung sichtbar war, darauf, also etwa eine Stunde nach Beginn des Versuchs, wurden sie aufrecht gestellt und in der Weise einseitig beleuchtet, daß die eintretende heliotropische Krümmung der geotropischen Bewegung entgegenwirken mußte. Unter diesen Umständen trat eine Verminderung der geotropischen Krümmung genau zu derselben Zeit ein, als vorher nicht geotropisch gereizte Kontrollpflanzen mit ihrer heliotropischen Krümmung begannen. Der Versuch lehrt nach Czapek, daß eine vorhergegangene geotropische Induktion auf eine nachher eingeleitete heliotropische Reizung ohne Einfluß ist.

Anders war die Sache, wenn die Keimpflanzen zuerst heliotropisch gereizt und dann im Dunkeln so horizontal gelegt wurden, daß die vorher stärker beleuchtete Seite nach unten schaute. Hier trat eine deutliche Verzögerung des Eintritts der geotropischen Reaktion gegenüber den heliotropisch nicht gereizten Kontrollpflanzen ein, und diese Verspätung war um so beträchtlicher, je länger die heliotropische Reizung gedauert hatte, sie betrug z. B. nach einer Reizdauer von 10 Minuten etwa $^1/_4$ Stunde, nach einer Reizdauer von 60 Minuten zwei Stunden. Es scheint hier also eine Beeinflussung des Geotropismus durch den Heliotropismus vorzuliegen, doch ist eine solche unserer Meinung nach durchaus nicht bewiesen. Dazu müßte Czapeks Voraussetzung, die beiden Reizerfolge verliefen bei Einzelinduktion in ganz gleichem Tempo, doch sorgfältiger festgestellt sein. In einer anderen Studie hat aber Czapek (1898) für Avena und Lepidium mitgeteilt, daß ihre geotropische Präsentationszeit gerade doppelt so groß sei als die heliotropische; die erstere beträgt 15′ die zweite 7′. Damit ist aber zweifellos gesagt, daß unter den gegebenen Bedingungen die Pflanzen geotropisch weniger empfindlich sind als heliotropisch. Ein anderer Punkt kommt dazu, der bei der Beurteilung der Resultate von großer Wichtigkeit ist: „als Zeitpunkt des Beginnes der geotropischen Aufrichtung wurde bei heliotropisch abwärts gekrümmten Keimlingen natürlich jener angesehen, in welchem sich der Winkel mit der Horizontalen eben zu verkleinern begann“. Es wurde also die geotropische Krümmung erst dann, wenn sie stärker war als die heliotropische Nachwirkung, bemerkt. Offenbar wäre es viel richtiger gewesen, die Versuchspflanzen mit Kontrollpflanzen zu vergleichen, die ebensolange heliotropisch gereizt waren, dann aber im Dunkeln auf dem Klinostaten rotierten. Der Moment, in dem die Krümmung der geotropisch gereizten Keimlinge hinter derjenigen der Klinostatenpflanzen zurückblieb, wäre als Moment des Beginns der geotropischen Bewegung zu bezeichnen gewesen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dann keine Verspätung der geotropischen Krümmung gefunden worden wäre.

Wir glauben also diesen Versuchen nur das eine entnehmen zu dürfen, was schon aus der ungleichen Präsentationszeit folgt, nämlich daß bei Avena und Lepidium von zwei gleichlangen geotropischen und heliotropischen Reizen, der heliotropische der wirkungsvollere ist. Deshalb wird eine im Gange befindliche geotropische Reaktion vom Heliotropismus bald überwunden, während der Geotropismus auf eine heliotropische Aktion erst allmählich Einfluß gewinnt. Die von Czapek behauptete „Beeinflussung“ des Geotropismus durch nachfolgenden Heliotropismus scheint uns dagegen absolut nicht

erwiesen zu sein. Auch ist noch zu bemerken, daß Czapek selbst eine solche nicht überall beobachtete; bei Pflanzen wie Helianthus, die rascher geotropisch als heliotropisch reagieren, war von einer Verspätung der geotropischen Reaktion durch vorherige einseitige Beleuchtung nichts zu bemerken. Es wird eben bei Helianthus die geotropische Krümmung zu gleicher Zeit einsetzen wie bei Avena, nur wird sie sofort kräftiger sein und deshalb früher sichtbar werden.

Von größerem Interesse ist das Verhalten der Pflanzen bei gleichzeitigem Antagonismus von Licht und Schwere. Auch hier hat uns Czapek eine große Reihe von Versuchen mitgeteilt, doch waren solche auch schon früher durch Mohl (1851), Müller-Thurgau (1876), Voechting (1888 b), Noll (1892) u. a. ausgeführt worden. Da eine eingehende Besprechung aller dieser Versuche uns viel zu weit führen würde, greifen wir nur einige wenige heraus.

1. Fällt auf eine normal orientierte Pflanze einseitiges Licht horizontal ein, so stellen sich manche Pflanzen direkt in die Lichtrichtung (Phycomyces, Pilobolus, Vicia sativa), andere (Lepidium, Avena) bilden einen kleinen Winkel mit dem Licht; wieder andere (Phaseolus, Helianthus) weichen nur wenig von der Vertikallage ab. Der Beginn der heliotropischen Krümmung erfolgt überall zur gleichen Zeit wie auf dem Klinostaten; die heliotropische Ruhelage wird aber allgemein viel später erreicht.

2. Fällt horizontales Licht auf eine schon wagrecht liegende Pflanze, so ist das Endergebnis dem vorigen ähnlich: Phycomyces und Pilobolus wachsen horizontal weiter; Avena und viele andere Keimlinge wachsen unter 20° mit der Horizontalen; Helianthus und Ricinus finden unter 45°, Cucurbita unter 50° ihre Ruhelage.

3. Wird auf die horizontal liegende Pflanze Licht vertikal von unten her geworfen, so wachsen Avena und Phycomyces senkrecht nach unten; andere bleiben horizontal; wieder andere (Helianthus) krümmen sich unter 45° nach oben.

4. Empfängt schließlich eine invers aufgestellte Pflanze das Licht direkt von unten, so findet z. B. Helianthus seine Ruhelage bei 45° nach unten; andere Pflanzen wachsen weiter vertikal abwärts.

Man sieht deutlich, bei gewissen Pflanzen dominiert immer der Heliotropismus, und zu diesen gehört gerade Avena; bei anderen dominiert stets der Geotropismus, und das sind ganz offenbar die heliotropisch weniger empfindlichen. Indes hat Czapek konstatiert, daß, wenn z. B. Avena bei horizontalem Licht in seine definitive Ruhelage gebracht wird, dennoch zunächst eine deutliche geotropische Aufkrümmung erfolgt. Ferner fand er dieselbe anfängliche geotropische Krümmung an der horizontalen Pflanze bei Lichteinfall vertikal von unten, und zwar tritt sie zu normaler Zeit hier ein und verzögert die heliotropische Abwärtskrümmung. Hier wird man nicht umhin können, eine Beeinflussung des Geotropismus durch den endlich siegenden Heliotropismus anzunehmen, und man wird Czapek Recht geben, wenn er ausführt, daß nicht die geotropische Perzeption gestört sein kann. Der Antagonismus muß sich in der Reaktion äußern, doch fehlt es uns noch ganz an Vorstellungen, worin er sich im einzelnen geltend macht. Auch ist durchaus möglich, daß in anderen Fällen auch die Perzeption gestört sein kann.

Die angeführten Beobachtungen über das Zusammenwirken von

Geo- und Heliotropismus führen also zurzeit noch zu keinem befriedigenden Bild, dürften vielleicht auch rein tatsächlich noch manche Korrektur erfahren, weil möglicherweise die individuellen Varianten in Czapeks Versuchen nicht genügend ausgeschlossen sind. Die Hauptschwierigkeit aber für alle derartige Untersuchungen liegt darin, durch verschiedene Reize eine gleichgroße Erregung zu erzielen. Ja, diese Forderung ist vielleicht überhaupt ganz unrealisierbar, wenn den verschiedenen Reizen differente und nicht vergleichbare Erregungen entsprechen.

Bietet nun schon bei orthotropen Organen die Frage nach dem Zusammenwirken von Geo- und Heliotropismus große Schwierigkeiten, so steigern sich diese naturgemäß bei plagiotropen und ganz besonders bei dorsiventralen Organen so sehr, daß wir gar nicht den Versuch machen wollen, diesen Erscheinungen näher zu treten.

Mit der Behandlung von Geo- und Heliotropismus sind die Orientierungskrümmungen noch nicht erschöpft, es gibt vielmehr noch eine ganze Anzahl von Reizen, die zu Richtungsbewegungen führen. Am engsten schließt sich an das Licht die Wärme an, da auch sie eine besondere Form von Bewegung ist. Wenn Wiesner (1878) heliotropische Krümmungen durch rotes und namentlich durch ultrarotes Licht konstatierte, so können wir da mit demselben Recht von Thermotropismus reden; denn Lichtstrahlen, die eine Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff passiert haben, nennt man dunkle Wärmestrahlen. Positive Krümmungen durch diese erzielte Wiesner z. B. bei Vicia sativa und bei der Kresse. — In ausgedehnterem Maße suchte dann Wortmann (1883) thermotropische Krümmungen bei den Sporangienträgern von Phycomyces und bei Keimpflanzen von Lepidium, Linum, Zea nachzuweisen. Er benutzte als Wärmequelle eine große senkrecht stehende Metallplatte, die angeheizt war und von ihrer berußten Vorderfläche die Strahlen abgab. Eine Nachuntersuchung der Wortmannschen Experimente durch Steyer (1901) zeigte indes, daß seine Versuchsanordnung keine glückliche war; in eigenen exakten Versuchen Steyers ergab sich für Phycomyces denn auch durchaus kein Anzeichen von Thermotropismus, und von Keimpflanzen erwies sich Lepidium bei hohen Temperaturen positiv, bei niederen negativ thermotropisch. Die näheren Angaben über Keimpflanzen fehlen aber bei Steyer; es können also erst eingehende Untersuchungen volle Klarheit bringen. Immerhin wissen wir doch mit Sicherheit, daß ein positiver Thermotropismus bei Sprossen existiert, denn Voechting (1890) hat gezeigt, daß die Blütenstiele von Anemone stellata nur deshalb dem Lauf der Sonne folgen, weil sie positiv thermotropisch sind. Daß Heliotropismus hier ausgeschlossen ist, ergibt sich ohne weiteres aus dem Umstand, daß diese Bewegungen auch unter einem dunklen Rezipienten fortgesetzt werden, wo sich die Blütenstiele in jedem Moment nach dem von der Sonne am meisten erwärmten Punkt hinkrümmen. Anemone nemorosa und Tulipa silvestris dürften sich ähnlich verhalten.

Genauere Untersuchungen aber liegen ferner über Wurzeln vor, die nach Wortmann (1885), wenn sie in Wasser oder in feuchter Luft wachsend einseitig erwärmt werden, keine Krümmungen ausführen, bei Kultur in Sägespähnen dagegen sehr auffallend thermotropisch sind. Die Reizbewegung erfolgt also bei Wärmeleitung, nicht aber bei Strahlung. Wortmann brachte das Sägemehl in einen

Zinkblechkasten von 6 cm Breite, dessen eine Längswand durch in der Nähe aufgestellte Gasflammen auf ca. 40° C erwärmt wurde, während die andere durch fließendes Wasser auf ca. 9° C gehalten werden konnte. In den Sägespähnen fand also in einer Ausdehnung von 6 cm ein Temperaturabfall von 30° statt, also auf 1 cm im Durchschnitt rund ca. 5° C. Es war demnach an jeder in diesem Medium wachsenden Wurzel notwendigerweise die eine Seite wärmer als die andere; die Wurzeln befanden sich aber außerdem, je nach ihrer Lage, im ganzen in einer hohen oder niedrigen Temperatur. Die auftretenden thermotropischen Krümmungen zeigten nun erhebliche Differenzen, insofern sie in der hohen Temperatur negativ, in der niedrigen positiv waren. Dieses Resultat erinnert auffallend an die Oltmannsschen Phycomycesversuche, bei denen die heliotropische Krümmung je nach der Lichtintensität positiv oder negativ ausfiel. Wie dort bei einer mittleren Lichtintensität Indifferenz eintrat, so werden wir solche auch für eine mittlere Temperatur bei den Wurzelversuchen erwarten dürfen. In der Tat fand Wortmann bei Ervum Lens von 27,5° C an aufwärts bis zu 50° nur negative Krümmungen, von 26° an abwärts bis zu 12° nur positive Reaktion; bei der „Grenztemperatur" von 27° trat teils positive, teils negative, teils auch gar keine Reaktion ein. Für Pisum lag die Grenztemperatur bei 32°, für Zea Mays noch höher, nämlich bei ca. 38°. In anderen Fällen (Phaseolus) konnten nur negative Krümmungen erzielt werden.

Weitere Versuche mit Wurzeln verdanken wir J. af Klercker (1891), der den Ablenkungswinkel der gekrümmten Wurzeln von der Vertikalen nach Vollendung der Reaktion gemessen hat und z. B. bei Pisum folgende Resultate erhielt (Mittelwerte aus 28 Versuchen):

Temperatur	26—29°	29—32°	32—35°	35—38°	38—41°
Ablenkung	8,9°	12,9°	27,2°	38,4°	43,9°

Es handelt sich hier nur um negative Krümmungen, und man sieht sofort, daß der Reiz offenbar mit der Temperatur beträchtlich zunimmt; entsprechend müßte man bei den positiven Krümmungen eine Zunahme des Reizes mit Entfernung von der Grenztemperatur beobachten. Eine solche trat denn auch bei Sinapis alba sehr deutlich hervor, denn während bei 24—29° C Winkel von nur 2,4° erzielt wurden, traten bei 19—24° C solche von 19° auf. Daß mit weiterem Abfall der Temperatur die Reizung wieder abnimmt, ist nach Analogie mit der heliotropischen Kurve (S. 572) von vornherein wahrscheinlich; Klercker fand auch bei Sinapis für 14—19° C nur 10,5°. Eine vollständige Kurve von den höchsten bis zu den tiefsten Temperaturen für ein einzelnes Objekt wäre hier lebhaft zu wünschen. Ueberhaupt könnten offenbar die Tatsachen des Thermotropismus noch etwas solider fundiert werden.

Wenn wir nun trotz des lückenhaften Zustandes unserer Kenntnisse nach dem Reizanlaß beim Thermotropismus fragen, so treten uns da ganz die gleichen Meinungsverschiedenheiten entgegen wie beim Heliotropismus. van Tieghem (1884), der zuerst auf den Thermotropismus aufmerksam gemacht hat, vertritt eine Theorie, die durchaus der de Candolles für den Heliotropismus entspricht. Er geht von den bekannten Tatsachen über die Wirkung der Wärme auf das Streckungswachstum aus (S. 365). Befindet sich der Pflanzenteil unterhalb des Optimums, so wird die wärmere Seite sich stärker verlängern, als die andere, die Krümmung muß also negativ ausfallen;

oberhalb des Optimums aber wird die kältere Seite stärker wachsen müssen, also eine positive Krümmung in der Richtung auf die Wärmequelle zu eintreten. Wie leicht einzusehen, entsprechen die bei den Wurzeln aufgedeckten Tatsachen dieser Forderung gar nicht, und deshalb hat Wortmann (1885) die van Tieghemsche Theorie mit Recht abgewiesen. Sie könnte freilich in einzelnen Fällen dennoch zutreffen. So verdanken wir z. B. Voechting (1888a) eine eingehende Untersuchung über Krümmungen an in Entfaltung begriffenen Knospen von Magnolia. Diese Krümmungen sind negative und kommen dadurch zustande, daß die besonnte Seite der Knospe stärker wächst als die beschattete. Daß es sich nur um die Wärme, nicht um das Licht handelt, hat Voechting evident erwiesen. Aber aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es hier nicht mit einer thermotropischen Reizbewegung zu tun; man würde auch an anderen Organen, z. B. Früchten, wohl ähnliche Krümmungen erzielen können, wenn man dafür sorgte, daß sie einseitig schneller wachsen. Die Wärme wirkt hier nicht als spezifischer Reiz, sondern in der bekannten Weise als „formale Bedingung". Im allgemeinen aber trifft das nicht zu, und in einzelnen Versuchen Wortmanns (1885) wuchsen gerade die Teile der Wurzel am stärksten, die sich bei einer Temperatur befanden, die allseitig auf das Organ einwirkend überhaupt kein Wachstum mehr erlaubt hätte (Temperaturen oberhalb des Maximums).

Nach Widerlegung der van Tieghemschen Anschauung nimmt Wortmann an, daß es sich beim Thermotropismus um die Richtung handle, in der die Wärmestrahlen die Pflanze durchsetzen. Einen Beweis für diese Auffassung hat er aber durchaus nicht erbracht, und sie könnte überhaupt nur in solchen Fällen zutreffen, bei denen strahlende Wärme den Thermotropismus veranlaßt; bei den Wurzeln aber, in den Sägespänen, kann von einer bestimmten Strahlenrichtung gar keine Rede sein, hier erfolgt die Ausbreitung der Wärme in erster Linie durch Leitung; es existiert wohl eine Richtung des Temperaturabfalls, aber keine Strahlenrichtung. Soweit bekannt (vgl. Voechting 1888a), läßt sich aber ein durch strahlende Wärme bedingter Thermotropismus von einem durch Wärmeleitung bedingten nicht unterscheiden. Wir werden also vermuten dürfen, daß in beiden Fällen der gleiche Reizanlaß vorliegt, und wir werden diesen in der ungleichen Temperatur der Gegenseiten suchen und annehmen, daß die Pflanze diesen Temperaturunterschied empfindet und auf ihn reagiert. Selbstverständlich kann dann das Wachstum an der einzelnen Seite ganz anders ausfallen, als es bei allseitig gleicher, ebenso hoher Temperatur ausfiele; auch bei der heliotropischen Krümmung sahen wir ja, daß die beleuchtete Seite unter Umständen stärker wächst, als sie bei allseitig gleichstarker Beleuchtung wachsen würde. Wie groß der Temperaturunterschied auf beiden Seiten sein muß, bis die Reizschwelle erreicht wird, ist noch ganz unbekannt; noch nicht untersucht ist ferner, wie die absolute Höhe der Temperatur die Reizschwelle beeinflußt, und wie der Reiz mit Steigerung der Temperaturdifferenz zunimmt. Hier liegt also ein offenes Feld für experimentelle Forschung.

Ueber die rein physikalische oder chemische Wirkung der Wärme, die zur Perzeption führt, wissen wir gar nichts. Wenn wir aber den

Thermotropismus mit dem Heliotropismus verglichen haben, so sollte damit durchaus nicht gesagt sein, daß beiden Reizkrümmungen die gleiche Perzeption zugrunde läge. Davon kann gar keine Rede sein, denn schon eine von Wortmann konstatierte Tatsache beweist das Gegenteil: auch an dekapitierten Wurzeln treten thermotropische Krümmungen ein; die Wurzelspitze ist also jedenfalls nicht oder nicht ausschließlich Perzeptionsorgan, während wir ihr für den Heliotropismus diese Rolle zuerkennen müssen.

An die Wärme schließt sich naturgemäß die Elektrizität an, die sich einerseits in Form von Wellen, durch Strahlung, andrerseits durch Leitung ausbreitet. — Wenn auch gerade in neuerer Zeit gezeigt worden ist, daß strahlendes Licht, Wärme und Elektrizität nahe verwandte Energieformen sind, die sich nur durch die Länge bezw. die Schwingungsdauer ihrer Wellen unterscheiden, so darf man daraus doch nicht auf eine gleiche Wirkung bei der Pflanze schließen; denn gerade die Verschiedenheit in der Größe der Wellen, die im Fall des Lichtes verschwindend klein im Verhältnis zur Pflanze sind, dagegen im Fall von Elektrizität den Durchmesser einer Keimpflanze oder eines Phycomyces beträchtlich übertreffen, kann ganz erhebliche Differenzen am Organismus hervorbringen. Wir möchten deshalb auf diesem Gebiete aus der einzigen bis jetzt vorliegenden Experimentaluntersuchung (Hegler 1891), die bei Phycomyces einen „negativen Elektrotropismus" konstatierte, noch keine Schlüsse ziehen und lieber ein reichlicheres Beobachtungsmaterial abwarten.

Viel umfassendere Untersuchungen als über die strahlende Elektrizität liegen über die strömende vor. Zuerst hat Elfving (1882) Krümmungen an Wurzeln beobachtet, wenn galvanische Ströme durch das Wasser geschickt wurden, in das sie eintauchten. Diese Krümmungen fielen bald positiv aus, d. h. die Wurzelspitze wandte sich dem positiven Pole zu, bald trat auch eine entgegengesetzte, also negative Krümmung auf. Schien nach den Angaben Elfvings die Krümmungsrichtung in erster Linie von der Natur der Pflanze abzuhängen, so konnte Brunchorst (1884) zeigen, daß sie von der Stromstärke abhängt. Ein starker Strom führt zu positiver, ein schwacher zu negativer Krümmung, mittlere Stromstärke wirkt nicht krümmend. Dieser mittlere Wert der Stromstärke ist aber nicht für alle Pflanzen gleich. — Auf den ersten Blick scheint hier ein Resultat vorzuliegen, das eine gewisse Aehnlichkeit mit der Veränderung des heliotropischen Reizeffektes durch die Lichtstärke hat. Diese Aehnlichkeit ist aber keine tiefere, denn wie Brunchorst gezeigt hat, sind die positiven „galvanotropischen" Krümmungen überhaupt keine Reizerscheinungen, sondern sie kommen lediglich dadurch zustande, daß auf der positiven Seite der Wurzel das Wachstum durch den Strom geschädigt wird. Wahrscheinlich sind es die durch den Strom bewirkten chemischen Veränderungen, welche zuerst wachstumshemmend und schließlich tödlich wirken; jedenfalls ist eine Wurzel, die positive Krümmung zeigte, immer nach spätestens 24 Stunden nicht nur einseitig, sondern völlig abgestorben. Die negativen Krümmungen dagegen scheinen wirkliche Reizerscheinungen zu sein, bei denen die Wurzelspitze als Perzeptionsorgan funktioniert. Noch weniger als beim Licht und der Wärme wird man bei der Elektrizität daran denken, daß für sie selbst ein Perzeptionsvermögen in der Pflanze ausgebildet sei; aller Wahrscheinlichkeit nach führt

vielmehr eine Wirkung des Stromes, nämlich gewisse bei der Elektrolyse entstehende Körper, zur Perzeption (vgl. Vorl. 43).

Eine ungleiche Verteilung gewisser löslicher Substanzen kann nun in der Tat Richtungsbewegungen veranlassen. Man hat sie chemotropische Bewegungen genannt, und sie sind ganz besonders bei Pilzen und Pollenschläuchen bekannt. Bei Pilzen sind sie für einige Mucorineen, ferner für Penicillium, Aspergillus und Saprolegnia durch Miyoshi (1894a) festgestellt worden, doch waren lange vorher schon Erscheinungen bekannt, die nur als Chemotropismus gedeutet werden konnten. So hatte Kihlmann (1883) gefunden, daß die Zellen von Isaria durch in der Nähe keimende Sporen der Melanospora parasitica von ihrer bisherigen Wachstumsrichtung abgelenkt werden und auf die Melanospora zuwachsen, und de Bary (1884, 393) hatte vermutet, daß das Eindringen parasitischer Pilze in ihre Wirtspflanzen durch „chemische Reizung" veranlaßt werde. Nach Miyoshis Forschungen kann nun gar kein Zweifel bestehen, daß chemotropische Bewegungen bei den Pilzen weit verbreitet sind und allgemein dazu dienen, die Pilze in gute Nährsubstrate hinzuführen, wenn auch die chemotropische Anziehung nicht nur auf gute Nährstoffe beschränkt ist. Zum Nachweis des Chemotropismus verfuhr Miyoshi in der Regel so, daß er Blätter, etwa die von Tradescantia, mit der zu untersuchenden Lösung injizierte und auf der befeuchteten Epidermis die Pilzsporen aussäte. Es diffundierte dann der injizierte Stoff aus den Spaltöffnungen nach außen, und wenn er positiv chemotropisch wirkte, krümmten sich die Pilzfäden in die Spaltöffnungen hinein, während sie z. B. nach Injektion des Blattes mit Wasser unbeeinflußt über die Spaltöffnungen wegwuchsen. Gleiche Resultate erhielt Miyoshi, wenn er die Pilze auf fein durchlochte Glimmerblättchen aussäte, die einer chemotropisch reizenden Gelatineschicht aufgelagert waren. Endlich kamen auch kleine, mit der Lösung gefüllte Kapillaren in Anwendung, die in den Flüssigkeitstropfen einer gewöhnlichen Objektträgerkultur eingeschoben werden konnten und zu einer Diffusion des Reizstoffes in die Flüssigkeit führten. Wenn dann eine geradlinig wachsende Pilzhyphe auf verschiedenen Seiten ungleiche Konzentrationen des Reizmittels antrifft, so macht sie an ihrer wachsenden Spitze eine Krümmung, bis der Neuzuwachs sich in die Richtung des Diffusionsgefälles einstellt und zur stärkeren Konzentration hinwächst. Wir haben also ganz ähnliche Verhältnisse wie in Wortmanns Versuchen über den Thermotropismus der Wurzeln (S. 591), denn mit dem Temperaturgefälle können wir ohne weiteres das Diffusionsgefälle vergleichen. Niemand wird aber die Ansicht vertreten wollen, daß es für die Zelle darauf ankomme, ihre Längsachse in die Richtung des Gefälles zu stellen, vielmehr wird man es von vornherein wahrscheinlicher finden, daß die Pflanze auf die ungleiche Verteilung des Reizmittels reagiert und bestrebt ist, ihre Seiten gleichen Konzentrationen auszusetzen. Direkt zu beweisen ist das freilich nicht, weil es nicht gelingt, auf die Seiten ungleiche Konzentrationen einwirken zu lassen, ohne gleichzeitig ein Diffusionsgefälle herzustellen.

Miyoshi untersuchte eine große Menge von Stoffen in verschiedener Konzentration und konnte feststellen, daß einige als gute, andere als mäßige Lockmittel anziehend wirken, während wieder andere niemals zu einer Anziehung, sondern stets zu einer Abstoßung führen, wenn sie überhaupt eine Wirkung ausüben. Solche

Repulsionen der Pilzzellen wurden bei Anwendung von freien organischen wie anorganischen Säuren beobachtet; sie wurden ferner erzielt durch Alkalien, Alkohol, gewisse Salze, wie Kalisalpeter, Magnesiumsulfat, weinsaures Kalium und Natrium, auch dann, wenn diese Stoffe in schwacher Konzentration geboten wurden. — Daß die guten Lockmittel sich nicht allen untersuchten Pilzen gegenüber gleich erweisen, erscheint begreiflich. Die Schimmelpilze verhalten sich untereinander sehr ähnlich; ihnen gegenüber weist die unter wesentlich anderen Bedingungen lebende Saprolegnia beträchtliche Unterschiede auf. Genauere Untersuchung von solchen Pilzen, die in ihrer Ernährung engbegrenzte Spezialisten sind, wird gewiß noch manche Besonderheiten bezüglich des Chemotropismus kennen lehren. Im allgemeinen sind Ammonverbindungen, Phosphate, Pepton, Asparagin, Zucker gute Lockmittel. Von anorganischen Stoffen wirkt besonders gut Ammoniumphosphat. Zuckerarten, zumal Traubenzucker und Rohrzucker, sind für die Schimmelpilze ein vorzügliches Lockmittel; Saprolegnia aber reagiert weniger darauf. Glycerin und Gummi arabicum zeigten weder anziehende noch abstoßende Wirkung; ein Zeichen, daß die chemotropische Wirkung nicht nur vom Nährwert der Substanz abhängt. Das geht auch schon aus der repulsiven Wirkung des Kalisalpeters hervor, der doch vielfach Nährstoff ist.

Abgesehen von der spezifischen Wirkung der einzelnen Stoffe, die von ihrer chemischen Konstitution bestimmt wird, kommt aber auch die Konzentration der verwendeten Lösung in Betracht. Mucor stolonifer z. B. reagierte auf eine Zuckerlösung von 0,1 Proz. schon entschieden positiv, deutlicher aber auf eine 2-proz. Lösung. Die Reaktion trat noch besser ein, wenn die Konzentration zunahm; bei 15—30 Proz. wurde sie aber wieder schwach und bei 50 Proz. trat eine Repulsionswirkung ein. Es handelt sich also um eine genauere Bestimmung der „Grenzkonzentration" zwischen positiver und negativer Reaktion und um die Feststellung der niedersten überhaupt noch reizenden Konzentration, also des Schwellenwertes. Die Angaben über repulsive Konzentrationen sind nur spärliche, weil sehr häufig, bevor Repulsion eintreten kann, schon Schädigungen sich geltend machen. Immerhin gibt Miyoshi (1894a) folgende an: Ammoniumphosphat in 10-proz. Lösung bei Saprolegnia, während 5 Proz. noch anziehen; Ammonchlorid 3 Proz. bei Saprolegnia (geringere Konzentrationen zweifelhaft); Rohrzucker 50 Proz. bei Schimmelpilzen, 20 Proz. bei Saprolegnia; Traubenzucker 50 Proz. bei Schimmelpilzen, 10 Proz. bei Saprolegnia; Fleischextrakt (der vermutlich vorzugsweise wegen seines Phosphatgehaltes wirkt) 20 Proz. bei Saprolegnia und einigen Schimmelpilzen, aber nicht bei den Mucorineen. Die Schwellenwerte der Attraktion fallen natürlich am niedrigsten für die besten Lockmittel aus. Der Schwellenwert des Fleischextraktes für Saprolegnia ist eine 0,005-proz. Lösung, der des Traubenzuckers für Mucor Mucedo beträgt 0,01 Proz., der des Ammonnitrates für denselben Pilz 0,05 Proz. Wichtiger als dieser absolute Schwellenwert, der keinen Anspruch auf Genauigkeit machen kann, ist die Bestimmung des Schwellenwertes für die Konzentrationsdifferenz auf den Gegenseiten. Wie groß muß diese Differenz sein, damit Perzeption erfolgt und wie ändert sich der Wert mit der absoluten Konzentration? Um eine bestimmte, aber auf beiden Seiten verschiedene Konzentration dauernd zu erhalten, säte Miyoshi die Pilz-

sporen auf ein Collodiumhäutchen, das in der Mitte durchlocht war und legte dieses zwischen zwei sich rechtwinklig kreuzende Streifen von Filtrierpapier. Wenn nun durch dieses Filtrierpapier beiderseits Ströme von verschiedener Konzentration liefen, so war die Konzentrationsdifferenz an den Keimschläuchen ungefähr konstant. Als Saprolegnia zwischen einer Zuckerlösung von 0,1 und 0,3 Proz. wuchs, fand keine Ablenkung der Hyphen statt; ebensowenig beim Verhältnis 0,1 zu 0,5 Proz.; wurde jedoch 0,1 Proz. auf der einen, 1 Proz. auf der anderen Seite geboten, so erfolgte eine positive chemotropische Krümmung. Auch bei höherer Konzentration war dasselbe Verhältnis herzustellen, wenn Perzeption erfolgen sollte; einer Lösung von 0,5 Proz. Zucker mußte eine von 5 Proz. gegenüberstehen. Miyoshi glaubt aus diesen Versuchen schließen zu dürfen, daß allgemein die Lösung auf der einen Seite 10 mal so stark sein muß, als auf der Gegenseite, wenn eine Krümmung eintreten soll (Webersches Gesetz, vgl. S. 584 u. 670). Es wird aber erst noch zu untersuchen sein, ob dieses Verhältnis auch noch in der Nähe der „Grenzkonzentration" gilt, und ob es auch bei den hohen Konzentrationen, die negative Krümmung veranlassen, zutrifft. Sehr wahrscheinlich ist das nicht; zudem kommen die Repulsionswirkungen bei höherer Konzentration allem Anschein nach wenigstens zum Teil auch durch osmotische Wirkung und nicht durch chemische zustande (Massart 1889, vgl. Vorl. 43, S. 674).

Außer bei den Pilzen ist eine ausgezeichnete chemotropische Reizbarkeit noch bei Pollenschläuchen konstatiert (Molisch 1889, 1893, Miyoshi 1894 b, Lidfors 1899).

Bringt man auf sterile Gelatine ein Stückchen von der Narbe, dem Griffel oder eine Samenknospe von Scilla patula, sät den Pollen derselben Pflanze auf die Oberfläche der Gelatine und hält das ganze Präparat dunkel und feucht, so sieht man regelmäßig die Pollenschläuche in der Richtung der Gewebestücke wachsen und eventuell in diese eindringen. Der Umstand, daß auch Pilze denselben Weg einschlagen, macht es wahrscheinlich, daß die Anlockung der Pollenschläuche nicht durch ganz besondere Stoffe zustande kommt, sondern etwa durch Zuckerarten oder andere häufig in der Pflanze vorkommende Körper. Da sich nun in der Narbe eine Glukose, in der Samenknospe ein Polysaccharid nachweisen läßt, so wird man wohl an Traubenzucker und Rohrzucker in erster Linie denken dürfen. In der Tat konnte Miyoshi (1894 b) zeigen, daß die Pollenschläuche auf Rohrzucker und andere lösliche Kohlehydrate (Laevulose, Dextrose, Dextrin, Laktose) gut reagieren; die anderen für Pilze wirksam gefundenen Stoffe erwiesen sich hier aber als indifferent oder repulsiv. Mit der bei den Pilzen oben beschriebenen Methode stellte Miyoshi auch Versuche über die Schwelle der Konzentrationsdifferenz an. Bei Agapanthus ergab sich eine chemotropische Krümmung immer dann, wenn auf der einen Seite die Konzentrationen mindestens 5 mal so stark waren als auf der anderen; dies wurde bei Konzentrationen von 0,5 Proz., 1 Proz., 2 Proz. festgestellt. Mit Hilfe dieser Erfahrung konnte Miyoshi sogar einen Schluß auf die Konzentration des Rohrzuckers ziehen, der aus den Ovulis von Hesperis matronalis herausdiffundiert, vorausgesetzt, daß die Empfindlichkeit der Pollenschläuche bei dieser Pflanze die gleiche ist wie bei Agapanthus. Werden Pollenschläuche und Ovula auf eine Gelatine gelegt, die eine

bestimmte Menge Rohrzucker enthält, und die auch auf der Oberfläche mit Zuckerlösung gleicher Konzentration benetzt wird, so kann eine chemotropische Annäherung des Pollenschlauches an das Ovulum nur dann stattfinden, wenn die Ovularzuckerlösung mindestens 5mal so konzentriert ist, als die Substratzuckerlösung. Ein Zuwachsen fand nur statt, wenn das Substrat 0,25 Proz. bis 2 Proz. Zucker enthielt, bei höherer Konzentration nie; somit mußte die Konzentration der Ovularflüssigkeit mindestens 10 Proz. Rohrzucker betragen.

Sehr bemerkenswert ist, daß Miyoshi bei einer ganzen Menge von Pflanzen die Sekretion von Rohrzucker aus den Ovulis feststellte und die Pollenschläuche auf diesen Stoff reagieren sah; es kann demnach kein Zweifel bestehen, daß die Ovula der einen Pflanze den Pollen ganz fremdartiger anderer Pflanzen anlocken müssen. Das Experiment hat das denn auch in sehr vielen Fällen bestätigt. Wenn aber in der Natur ein Eindringen fremden Pollens vermieden ist, so können da andere Verhältnisse mitwirken, vor allem ist an die Keimung der Pollenkörner zu denken, bei der offenbar höchst spezifische chemische Reize eine Rolle spielen (S. 386 u. 456). Uebrigens darf man auch nicht glauben, daß alle Pollenschläuche nur auf Zuckerarten reagieren. In der Beziehung haben die Beobachtungen von Lidfors (1899) die von Miyoshi verbessert und ergänzt; er konnte nämlich zeigen, daß bei Narcissus Tazetta der anlockende Stoff kein Kohlehydrat sein kann, und nach vielen Bemühungen gelang es ihm endlich, in Proteinstoffen das chemotropisch wirksame Agens aufzudecken. Die Spaltungskörper des Eiweißes dagegen erwiesen sich als ganz unwirksam.

Wir haben bisher nur flüssige bezw. gelöste Körper ihrer chemotropischen Wirkung nach betrachtet; es leuchtet aber ein, daß Gase ebensogut chemotropische Erfolge haben können, da auch sie durch Diffusion sich ausbreiten und auf verschiedenen Seiten des Pflanzenteils in verschiedener Konzentration vorhanden sein können. Chemotropische Krümmungen durch Gase sind denn auch tatsächlich von Molisch (1884) an Wurzeln, später auch an Pollenschläuchen (1893) beobachtet und mit dem besonderen Namen „Aerotropismus“ belegt worden. Die Versuchsanordnung Molischs war die folgende: Eine vertikale Platte trennt zwei Räume voneinander, in denen verschiedene Gase enthalten sind; in der Platte befindet sich eine schmale Spalte, vor welcher in möglichst geringer Entfernung eine Keimwurzel angebracht wird; verschiedene Seiten dieser Wurzel verweilen dann offenbar in differenten Atmosphären. Bringt man die Wurzel an die Grenze von gewöhnlicher Luft und von Luft, die sauerstoffarm gemacht ist, so tritt eine Krümmung zu der sauerstoffreicheren Atmosphäre ein, und diese Befähigung wird die Wurzel in der Natur daran verhindern, in zu tiefe Bodenschichten einzudringen; der Aerotropismus ist eine der Ursachen, welche den Pflanzen das Innehalten einer gewissen Tieflage im Boden ermöglicht. Es gibt auch negativen Aerotropismus für Sauerstoff. Solcher tritt z. B. ein, wenn die Wurzel zwischen atmosphärischer Luft und reinem Sauerstoff zu wählen hat. Sie krümmt sich nach der sauerstoffärmeren Partie. Wenn also bei Verwendung von Sauerstoff auf beiden Seiten je nach der Konzentration positive oder negative Krümmung eintritt, so wird wohl ein mittlerer Sauerstoffgehalt indifferent wirken. Für die anderen untersuchten Gase: Kohlensäure, Chlor, Chlorwasserstoff, Leuchtgas, Ammoniak,

Chloroform fand Molisch nur negativ aerotropische Krümmungen. Bei starker Konzentration derselben tritt freilich häufig eine positive Krümmung auf, allein sie kommt nur durch die Schädigung der Konkavseite der Wurzel zustande und ist so wenig wie die positiven galvanotropischen Krümmungen eine eigentliche Reizbewegung.

Da Molisch aerotropische Bewegungen auch nach Entfernung der Wurzelspitze eintraten sah, müssen wir schließen, daß die Perzeption des Reizes in der Wachstumszone stattfindet, und darin liegt ein Unterschied gegenüber den hydrotropischen Krümmungen, die ebenfalls bei Wurzeln beobachtet worden sind, und die sich in anderer Hinsicht den aerotropischen Krümmungen eng anschließen. Denn wie beim Aerotropismus, so handelt es sich auch beim Hydrotropismus um die Perzeption der ungleichen Verteilung eines Gases, hier also des Wasserdampfes. Sachs demonstrierte 1872 den Hydrotropismus der Wurzeln in einer sehr einfachen Weise. (Fig. 152.) Er überzog einen niedrigen Zylinder aus Zinkblech einseitig mit grobem Tüll, füllte ihn mit feuchten Sägespänen und hing den ganzen Apparat so auf, daß der vom Tüll gebildete Boden einen Winkel von 30 bis 45° mit der Horizontalen bildete. Dann wurden Erbsensamen in den Sägespähnen ausgesät, und die Wurzeln derselben traten bald positiv geotropisch wachsend aus den Sägespänen durch die Tüllmaschen heraus in die Luft. „Ist diese nun mit Wasserdampf völlig oder beinahe gesättigt, so wachsen die Wurzeln senkrecht in die Luft hinab; ist dies jedoch nicht der Fall, ist die Luft zwar einigermaßen feucht, aber nicht gesättigt, so krümmen sich die aus den Maschen hervortretenden Wurzelspitzen seitwärts, bis sie die Unterseite der Sägespäne wieder erreichen. Nicht selten wachsen sie an der schiefen Fläche angeschmiegt schief abwärts; zuweilen dringt die Wurzelspitze wieder durch die Maschen in die feuchten Sägespäne ein, um aber sofort wieder geotropisch abwärts zu biegen und dasselbe Spiel zu wiederholen; so kann sich eine Wurzel (mm) in die Maschen des Tülls auf- und absteigend förmlich einnähen."

Fig. 152. Hydrotropismus der Wurzeln. Nach Sachs. Aus Detmers kleinem physiol. Praktikum.

Daß der Reiz bei dieser positiven hydrotropischen Krümmung durch die Wurzelspitze aufgenommen wird, hat Molisch bewiesen (1883). Er umhüllte die Wurzel mit feuchtem, dicht anliegendem Fließpapier, so daß nur die 1 mm lange Spitze herausschaute. Wirkte dann auf diese eine psychrometrische Differenz ein, so trat die positiv hydrotropische Krümmung gerade so ein, wie wenn auch die Wachstumszone ungleichem Wasserdampfgehalt an verschiedenen Seiten ausgesetzt war. Später hat dann Pfeffer (1894) diesen Versuch noch ergänzt, indem er zeigte, daß der Reiz nur in der Spitze perzipiert wird. Wird die Spitze allseitig feucht gehalten, so tritt in der Wachstumszone niemals eine hydrotropische Krümmung ein

Ob ein besonderer Nachdruck auf den Unterschied zwischen dem Aerotropismus und Hydrotropismus, die exquisite Spitzenperzeption im letzten Fall, den Mangel derselben im ersteren Fall zu legen ist, das müssen weitere Versuche entscheiden.

Hier erwähnen wir nur noch, daß der Hydrotropismus nicht auf Wurzeln beschränkt ist. Positiver Hydrotropismus ist z. B. auch bei den Wurzelhaaren der Marchantien nachgewiesen, negativer Hydrotropismus kommt bei einigen Keimsprossen (Linum, Molisch 1883; Kartoffel,[1]) Voechting 1902) vor, aber durchaus nicht bei allen; sehr verbreitet ist er dagegen bei den Pilzen (Mucor, Phycomyces, Coprinus). Durch eine besonders hohe hydrotropische Empfindlichkeit zeichnen sich die Sporangienträger von Phycomyces aus (Wortmann 1881), und diese führt hier zu einigen eigenartigen Erscheinungen. Sät man Phycomyces auf einem Stück Brot aus, so bemerkt man, daß die Fruchtträger im Dunkeln nicht genau senkrecht stehen, obwohl sie geotropisch sind; sie bilden vielmehr ein divergierendes Büschel. Jeder einzelne Fruchtträger macht durch seine Transpiration die Luft in seiner unmittelbaren Umgebung feucht, und deshalb krümmen sich die benachbarten Fruchtträger etwas von ihm ab; in der ganzen Kultur muß sich diese gegenseitige Abstoßung eben in der erwähnten Divergenz der Fruchtträger äußern. Aber auch eine scheinbare Anziehung des Phycomyces durch gewisse feste Körper wie Eisen, die Elfving (1890) für eine „physiologische Fernwirkung" hielt, kommt durch Hydrotropismus zustande (Errera 1892, Steyer 1901). Eisen ist hygroskopisch, und deshalb ist die Luft in der Nähe eines Eisenstabes etwas trockener als sonst; Phycomyces wendet sich negativ hydrotropisch nach dieser trockeneren Stelle hin. Offenbar reagiert er auf sehr kleine psychrometrische Differenzen, doch liegen exakte experimentelle Nachweise hierüber noch nicht vor.

Auch auf dem Klinostaten zeigt Phycomyces ein eigenartiges Verhalten: die Sporangienträger stellen sich senkrecht zur Oberfläche des rotierenden Substrates, gerade als ob von dem Substrat eine radial wirkende Kraft ausginge; in Wirklichkeit ist die „Substratrichtung" des Phycomyces auch nur auf den Hydrotropismus zurückzuführen, denn im absolut feuchten Raum verschwindet sie. Dabei ist zu bemerken, daß eine gewöhnliche feuchte Kammer kein absolut feuchter Raum ist und stets noch ein Gefälle in der Konzentration des Wasserdampfes aufweist, das groß genug ist, um Phycomyces zu einer Richtungsbewegung zu veranlassen. Es ist aber auch bei anderen Pflanzen, z. B. bei Lepidium sativum, auf dem Klinostaten eine bestimmte „Substratrichtung" leicht zu beobachten; wird Lepidium auf einem Torfwürfel kultiviert, so stellen sich die Keimsprosse senkrecht zu den vier Würfelflächen, die der Klinostatenachse parallel sind, an den zwei anderen Flächen aber nehmen sie etwas schiefe Stellungen ein, indem sie der Achse ihre Konvexität zuwenden. Diese Stellungen können nicht durch Hydrotropismus erklärt werden, da ein solcher den Keimsprossen von Lepidium abgeht; wahrscheinlich handelt es sich um Heliotropismus, der bei den Beleuchtungsverhältnissen, unter denen der Versuch gewöhnlich ausgeführt zu werden pflegt, durchaus nicht ausgeschlossen ist (Dietz 1880); im Dunkeln verschwindet dementsprechend die bestimmte „Substratrichtung" völlig.

[1]) Man vgl. aber die Bemerkungen von Singer (1903), Ber. D. bot. Ges. 21, 175.

Wir schließen hier noch zwei weniger gut bekannte Tropismen an. Der Traumatotropismus ist zuerst von DARWIN (1881) an Wurzeln gefunden worden. Wird der Vegetationspunkt (vgl. SPALDING 1894) einer Wurzel einseitig durch chemische Agentien oder durch Hitze geschädigt, so tritt in der Wachstumszone eine Krümmung auf, die das Wurzelende von dem verletzenden Körper wegführt. Viel mehr ist über diesen Tropismus nicht bekannt; ob der Reizanlaß etwa in chemischen Vorgängen zu suchen ist, und ob diese Krümmung auch in der Natur eine Rolle spielt, wissen wir nicht.

Etwas besser sind wir über den Rheotropismus orientiert, der von JÖNSSON (1883) an Wurzeln entdeckt wurde; besonders findet er sich bei Keimwurzeln, doch ist er nicht auf diese beschränkt. Die betreffenden Wurzeln machen, wenn sie in strömendem Wasser kultiviert werden, eine Krümmung gegen die Richtung der Strömung (positiver Rheotropismus). NEWCOMBE (1902a) fand bei Cruciferenwurzeln, die am besten reagieren, die untere Reizschwelle bei einer Wassergeschwindigkeit von 2 cm in der Minute; optimale Erfolge erzielte er durch eine Geschwindigkeit von 100—500 cm; bei etwa 1000 cm treten gewöhnlich negative Krümmungen auf, doch scheinen diese rein mechanisch zustande zu kommen und keine Reizbewegungen zu sein. Aehnliche Zahlenangaben von JUEL (1900) liegen für den Mays und Vicia sativa vor; aber der Rheotropismus ist keine Eigenschaft, die allen Wurzeln zukommt, und die individuellen Verschiedenheiten sind nach Angabe aller Autoren recht beträchtliche (vgl. auch BERG 1899).

Nachdem JUEL (1900) gezeigt hatte, daß auch dekapitierte Wurzeln noch gut rheotropisch reagieren, suchte NEWCOMBE (1902b) wahrscheinlich zu machen, daß der Reiz hier sowohl in der Wachstumszone wie in der Spitze und sogar in älteren Teilen, bis zu einer Entfernung von 15 mm von der Spitze, aufgenommen werden kann. Wird schon hierdurch klar, daß der Rheotropismus nichts mit dem Hydrotropismus gemeinsam hat, was man ja auf den ersten Blick glauben könnte, so hat JUEL noch durch besondere Versuche wahrscheinlich gemacht, daß der Druck des fließenden Wassers zur Perzeption führe. Demnach würden sich die rheotropischen Krümmungen an solche Bewegungen anschließen, die man nach einseitiger Berührung (Kontakt) an Wurzeln beobachtet hat (Vorl. 38).

Wir haben jetzt tropistische Krümmungen auf eine große Anzahl von Reizen eintreten sehen. Wir müssen aber darauf verzichten, ein eventuelles Zusammenwirken mehrerer Reize zu besprechen, wie wir das bei Geo- und Heliotropismus versuchten.

Literatur zu Vorlesung 37.

de BARY. 1884. Vgl. Morphologie u. Biologie d. Pilze. Leipzig.
BERG. 1899. Lunds Univ. Arsskrift **35**.
BRUNCHORST. 1884. Ber. D. bot. Ges. **2**, 204.
CZAPEK. 1895. Sitzungsber. Wiener Akad. **104**, 337.
— 1898. Jahrbücher f. wiss. Bot. **32**, 175.
DARWIN. 1881. Bewegungsvermögen d. Pflanzen. Deutsch v. Carus. Stuttgart.
DIETZ. 1888. Unters. bot. Inst. Tübingen **2**, 478.
ELFVING. 1882. Bot. Ztg. **40**, 257.
— 1890. Commentationes var. Univ. Helsingfors.
ERRERA. 1892. Annals of Botany **6**, 373.
HEGLER. 1891. Verh. d. Ges. d. Naturforscher 108.
JÖNSSON. 1883. Ber. D. bot. Ges. **1**, 512.
JUEL. 1900. Jahrb. wiss. Bot. **34**, 507.

Kihlmann. 1883. Act. Soc. Fennicae **13**.
Klercker. 1891. Oefvers. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm **10**, 778.
Lidfors. 1899. Ber. D. bot. Ges. **17**, 236.
Massart. 1889. Arch. de Biologie (van Beneden et Bambeke) **9**, 515.
Miyoshi. 1894 a. Bot. Ztg. **52**, 1.
— 1894 b. Flora **78**, 76.
Mohl. 1851. Die vegetab. Zelle, S. 140. Braunschweig. (Aus R. Wagners Handwörterbuch d. Physiologie.)
Molisch. 1883. Sitzungsber. Wiener Akad. Math. nat. Kl. I. Abt. **88**, 897.
— 1884. Sitzungsber. Wiener Akad. Math. nat. Kl. I. Abt. **90**, 111.
— 1889. Sitzungsanzeiger Akad. Wien.
— 1893. Sitzungsber. Akad. Wien Math. nat. Kl. I. Abt. **102**, 423.
Müller-Thurgau. 1876. Flora **59**, 65.
Newcombe. 1902 a. Bot. Gazette **33**, 177.
— 1902 b. Annals of Bot. **16**, 429.
Noll. 1892. Ueber heterogene Induction. Leipzig.
Pfeffer nach Rothert. 1894. Flora **79**, 212.
Sachs. 1872. Arb. bot. Instit. Würzburg **1**, 209.
Spalding 1894. Annals of Botany **8**, 423.
Steyer. 1901. Reizkrümmungen bei Phycomyces. Leipziger Diss. Pegau.
van Tieghem. 1884. Traité de botanique. Paris.
Voechting. 1888 a. Ber. d. bot. Ges. **6**, 167.
— 1888 b. Bot. Ztg. **46**, 501.
— 1890. Jahrb. wiss. Bot. **21**, 285.
— 1902. Bot. Ztg. **60**, 87.
Wiesner. 1878,80. Die heliotrop. Erscheinungen (Denkschr. W. Akad.).
Wortmann. 1881. Bot. Ztg. **39**, 368.
— 1883. Bot. Ztg. **41**, 457.
— 1885. Bot. Ztg. **43**, 193.

Vorlesung 38.

Haptotropismus.

Es war am Ende der vorigen Vorlesung von Krümmungen die Rede, die an Wurzeln auf Berührung hin erfolgen. Solche haptotropische oder thigmotropische Bewegungen treten uns aber am allerauffallendsten bei den Rankenpflanzen (Darwin 1876 a, Pfeffer 1885, Fitting 1903) entgegen; denn diese Pflanzen bilden besondere Organe, eben die „Ranken" aus, deren einzige Aufgabe es ist, durch haptotropische Krümmungen Stützen zu umfassen. Wie die Windepflanzen entbehren nämlich die Rankenpflanzen der genügenden Festigkeit, um selbständig aufrecht wachsen zu können, und sie benutzen deshalb irgendwelche feste Körper, in der Natur gewöhnlich tote oder lebende Pflanzen, als Stütze. Die Befestigung an der Stütze erfolgt durch Schraubenwindungen der Ranken. Da die Ranken gewöhnlich blattlose Seitenzweige oder spreitenlose Blattenden sind, so wird bei den Rankenpflanzen die Befestigung durch Seitenorgane übernommen, während der Hauptsproß gerade in die Höhe wächst. Schon hierin äußert sich eine auffallende Differenz gegenüber der Mehrzahl der Windepflanzen. Wichtiger noch ist ein anderer Unterschied: die windenden Stengel können nur mehr oder weniger lotrecht stehende Stützen von unten nach oben und in einer bestimmten Richtung (rechts oder links) umwinden, während die Ranken auch horizontale Stützen umfassen und ihre Schraubenwindungen ebensogut aufwärts wie abwärts, rechts wie

nks ausbilden. Das weist auf ganz verschiedene physio-
logische Befähigungen in den beiden biologisch ver-
wandten Gruppen hin; in der Tat werden wir im folgenden diese
Vermutung durchaus bestätigt finden.

Gehen wir von den typischen Ranken aus, wie wir sie z. B. bei den Leguminosen, Cucurbitaceen oder den Passifloreen finden, so sind das lange, schlanke, biegsame Gebilde; sie stehen bei Passiflora einzeln in den Blattachseln, bei den Cucurbitaceen dagegen vielfach zu mehreren auf einem Träger, der seitlich neben einem Blatte dem Hauptstamm entspringt (Fig. 153. — Bezüglich der Morphologie vgl.

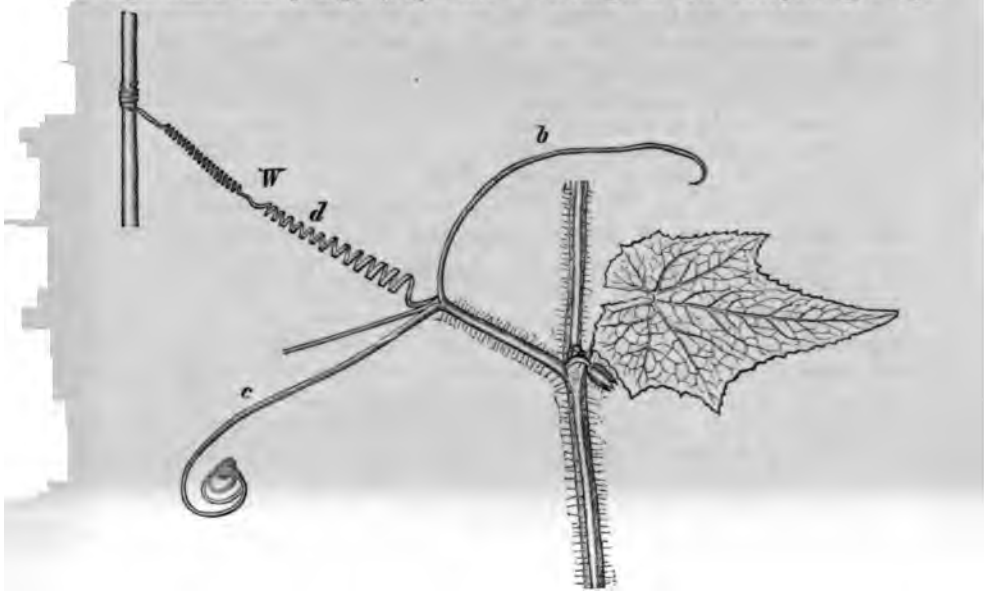


Fig. 153. Rankenträger von Sicyos angulatus. *b* schwach gereizte, *c* stark gereizte Ranke. *d* Ranke, die eine Stütze erfaßt hat; bei W Umkehrstelle der Windungen. Aus DETMERS kleinem Praktikum.

GOEBEL, Organographie S. 610); bei den Leguminosen befinden sie sich in der Regel am Ende eines Blattes. Der Querschnitt der Ranke ist manchmal kreisförmig, vielfach aber weicht er auch von der Kreisform ab und ist abgeplattet. Gewöhnlich weist schon die anatomische Untersuchung (vgl. O. MÜLLER 1887) eine deutliche Dorsiventralität nach: man unterscheidet Ober- und Unterseite, rechte und linke Flanke. Aber auch wenn diese anatomisch nicht different sind, muß man aus anderen Gründen auf Dorsiventralität schließen. Sehr häufig sind die Ranken, wenn sie aus der Knospe treten, zu einer Spirale eingerollt; die „Unterseite" ist dann stets konvex. Alsbald fangen sie sehr lebhaft an zu wachsen und erreichen unter Geradestreckung in wenigen Tagen ihre definitive Länge. In dieser Zeit machen sie eigenartige Bewegungen, sog. rotierende Nutationen durch, die an die kreisende Bewegung der Schlingpflanzen erinnern, aber rein autonomer Natur sind und deshalb hier nicht eingehend behandelt werden können (Vorl. 41). Erwähnt sei nur, daß die Ranke dadurch, daß eine Kante stärker wächst als die anderen, schwach gebogen wird, und daß sie dann, weil das stärkere Wachstum successive fortschreitend immer

neue Kanten erfaßt, ungefähr einen Kegelmantel beschreibt. Anfangs ist die Achse des Kegels steil aufwärts gerichtet, allmählich senkt sie sich tiefer und tiefer bis weit unter die Horizontale, und in dieser Lage hören endlich die revolutiven Nutationen auf. Das Wachstum, das sich in dieser Zeit vollzieht, ist ein sehr ansehnliches, denn die ganze Ranke kann sich bei geeigneten Bedingungen in einem Tag um 50—90 Proz. verlängern, und in einzelnen Zonen übersteigt die Verlängerung sogar 100 Proz. Das Wachstum ist interkalar, es tritt keine Verlängerung an der Spitze mehr auf. Es ist am intensivsten in der unteren Rankenhälfte und dauert hier auch länger an als an der Spitze. Nach etwa 3—5 Tagen scheint die Ranke ausgewachsen zu sein; genauere Messungen zeigen aber, daß sie sich doch noch schwach, nämlich um 0,5—2 Proz. in 24 Stunden verlängert. Hat dieses schwache Wachstum einige Tage gedauert, so tritt von neuem ein verstärktes Wachstum ein, das aber niemals die hohen Werte von früher erreicht, und das auch stets ein ungleichseitiges ist; die Oberseite der Ranke wächst stärker, die Ranke rollt sich zu einer Spirale oder zu einer Schraube ein, deren Konkavseite dementsprechend die Unterseite wird. Diese Einrollung beginnt in der Regel in der Mitte oder im unteren Teil der Ranke, und schreitet dann nach der Spitze vor.

Die spezifische Reizbarkeit der Ranken, die Fähigkeit, eine Stütze zu umschlingen, beginnt erst, wenn sie etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ ihrer definitiven Länge erreicht haben, und sie läßt sich noch nachweisen, während die spontane Einkrümmung erfolgt; sie hört aber auf, wenn die Ranke ganz ausgewachsen ist. Wollen wir verstehen, wie die Umschlingung der Stütze durch die Ranke zustande kommt, so müssen wir zuvor die Einkrümmungen studieren, die an der Ranke durch eine vorübergehende, kurze Berührung mit einem festen Körper eintreten. Wird z. B. die Ranke von Passiflora oder von Cyclanthera pedata mit einem Stückchen Holz oder mit einem Pinsel auf der Unterseite einmal gerieben, so erfolgt schon nach wenigen Minuten, ja unter Umständen schon nach einigen Sekunden (Cyclanthera 5—7 Sekunden, Passiflora und Sicyos 25—30 Sekunden) eine starke Einkrümmung, ein Konkavwerden der berührten Unterseite, das so rasch fortschreitet, daß es oft bequem mit dem Auge verfolgt werden kann. Event. schon nach 30 Sekunden, bei langsamer reagierenden Ranken natürlich erst später, ist diese Krümmung beendet, und bald darauf sieht man sie wieder flacher werden und schließlich ganz verschwinden; stets erfordert die Ausgleichung der Krümmung viel mehr Zeit als ihre Bildung.

Für den Erfolg ist es nicht gleichgültig, an welcher Stelle der Ranke die Berührung ausgeführt wird. Bleiben wir zunächst bei der Unterseite, so zeigt sich diese nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleich empfindlich. Bei gleich starker Reizung erfolgt auf Berührung im oberen Drittel der Ranke die Bewegung viel rascher als in der Mitte; und an der Basis, wo das Wachstum am stärksten ist, bleibt jeder sichtbare Erfolg einer Reizung aus. An den Flanken nimmt die Empfindlichkeit ebenfalls von der Basis nach der Spitze zu ab, sie ist hier aber überhaupt geringer als an der Unterseite; auch an den Flanken wird die gereizte Stelle stets zur Konkavseite, ihre Krümmung wird aber bei gleich starker Reizung geringer, und sie erfolgt langsamer als an der Unterseite. Wird endlich die Oberseite gereizt, so erfolgt meistens gar keine Krümmung. Dies trifft aber nicht bei

llen Ranken zu; vielmehr krümmen sich die Ranken von Cobaea candens, Eccremocarpus scaber, Cissus discolor etc. bei Berührung der Dorsalseite ebenso intensiv, wie bei Reizung der Ventralseite; daß aber auch sie physiologisch dorsiventral sind, werden wir später noch erfahren. Man hat nun mit DARWIN (1876a) die Ranken der zuletzt genannten Pflanzen als „allseits empfindliche" bezeichnet und ihnen die anderen als „einseits empfindliche" gegenübergestellt. Wir verdanken aber FITTING (1903) den Nachweis, daß auch die Dorsalseite der „einseits empfindlichen" einen Reiz aufnimmt, wenn sie auch nicht mit einer Krümmung antwortet. Die Tatsachen, aus denen FITTING diesen Schluß ziehen konnte, sind die folgenden: Wird eine beliebige Ranke an einer reagierenden Seite nur auf eine kurze Entfernung hin mit dem Holzstäbchen gestrichen, so erfolgt die Einkrümmung nur an der gereizten Stelle selbst und pflanzt sich von hier aus beiderseits um 2—5 Millimeter fort. Reizt man also an zwei Stellen, die etwa $1^1/_2$—2 cm voneinander entfernt sind, so erhält man zwei Einkrümmungen, die durch eine gerade Zone getrennt sind. Reizt man die ganze Seite von der Basis bis zur Spitze, so rollt sich die Ranke, an der Spitze beginnend, zu einer Spirale auf. Wird nun aber bei den „allseits empfindlichen" Ranken eine Seite gereizt und gleichzeitig oder kurz nachher auch die Gegenseite, so bleibt jeder Krümmungserfolg aus, wenn die Reize beiderseits mit gleicher Intensität einwirkten. Macht man den gleichen Versuch mit einer „einseits empfindlichen" Ranke, reizt man also die Unterseite und die Oberseite, so sollte man erwarten, daß dieselbe Reaktion einträte, wie wenn die Unterseite allein gereizt worden wäre. Das ist aber durchaus nicht der Fall; vielmehr bleibt die Ranke gerade. Wird auf der Oberseite eine kleine Strecke und gleichzeitig etwa die ganze Unterseite gereizt, so zeigt sich eine Einkrümmung nur an den Teilen der Unterseite, die ungereizten Teilen der Oberseite gegenüberliegen. Die Empfindlichkeit für Berührung ist also auf der Oberseite ebenso groß, wie auf der Unterseite; ein Unterschied zwischen beiden besteht nur in der Beziehung, daß eben auf die Reizung der Unterseite eine Krümmung eintritt, während eine Reizung der Oberseite je nach Umständen gar keinen sichtbaren Erfolg, oder die Verhinderung der Krümmung auf der Unterseite herbeiführt. Wir müssen also mit FITTING die Ranken einteilen in „allseits gleich reagierende" und „nicht allseits gleich reagierende". In das Verhalten der letzteren können wir aber erst dann einen näheren Einblick gewinnen, wenn wir die Reizbewegung in ihre einzelnen Glieder zerlegt haben. Wir fragen also zunächst nach dem Akte der Perzeption.

Schon DARWIN hat darüber einige Angaben gemacht. Er nahm offenbar an, die Ranken reagierten auf einen bestimmten Druck und setzte deshalb leichte Drähte, Fäden etc. unter möglichster Vermeidung von Stößen den krümmungsfähigen Teilen der Ranke auf. Er erzielte bei Passiflora durch einen Platindraht von 1,23 mg oder ein Stückchen baumwollenen Fadens von 2,02 mg schon Einkrümmungen, während bei den Ranken anderer Pflanzen größere Gewichte von 4—9 mg nötig waren. Nach PFEFFER (1885), dem wir eine eindringende Bearbeitung des Perzeptionsvorganges beim Kontaktreiz der Ranken verdanken, treffen diese Versuche DARWINS das Wesen der Sache durchaus nicht, denn tatsächlich können selbst viel stärkere

Drucke auf die Pflanze ausgeübt werden, ohne einen sichtbaren Erfolg zu haben; ein statischer Druck bewirkt überhaupt nie eine Krümmung, und es waren eben in Darwins Versuchen trotz aller Sorgfalt Erschütterungen bei oder nach dem Aufsetzen der Gewichtchen nicht vermieden worden; erst die so bewirkten Stöße übten einen Reiz aus. Werden aber Stöße nicht vermieden, so können schon viel leichtere Körper als in Darwins Versuchen zur Einkrümmung führen, z. B. Baumwollfäden von 0,00025 mg, die durch den Luftzug bewegt werden (Pfeffer). Auf Grund der Pfefferschen Untersuchungen läßt sich das Perzeptionsvermögen der Ranken in folgender Weise präzisieren.

Wir können zunächst einmal fragen, ob Flüssigkeiten gerade so auf die Ranken wirken wie feste Körper. Das ist offenbar nicht der Fall, denn wenn man durch feste Körper auch nur sehr kleine Stöße auf die Ranke ausübt, so tritt sofort eine Krümmung ein, während ein noch so heftiges Aufprallen einer Flüssigkeit niemals zu einer Reaktion führt. Pfeffer ließ Wasser, wäßrige Lösungen verschiedener Stoffe, flüssige Oele, schließlich Quecksilber in stärkerem oder weniger starkem Strom auf die empfindliche Stelle der Ranke treffen, und ein Resultat war selbst dann nicht zu erzielen, als das Quecksilber mechanisch schädigend auf die Ranke wirkte. Die konstatierte Tatsache ist von großer Wichtigkeit; sie zeigt uns z. B., daß Ranken auch durch Regentropfen nicht gereizt werden können, und eine solche Reizbarkeit wäre ja auch offenbar für sie zwecklos. Wenn sich nun aber in den verwendeten Flüssigkeiten kleine feste Körper befanden, im Oel z. B. kleine Kriställchen, im Wasser aufgeschlämmter Ton, im Quecksilber zufällige Verunreinigungen, so trat stets Reizung ein. So scheint es, als ob die Ranken den Aggregatzustand der Körper zu unterscheiden verständen, auf den festen reagierten, auf den flüssigen nicht. Und doch ist das keineswegs der Fall; denn Gelatine, die etwa 10—14 Proz. Wasser enthält, und die doch zweifellos bei gewöhnlicher Temperatur ein fester Körper ist, können die Ranken nicht von einer Flüssigkeit unterscheiden. Dieser Umstand erlaubte eine Reihe von höchst interessanten Experimenten; denn einmal konnte Pfeffer mit 14-proz. Gelatine, die feucht gehalten wurde, die zu untersuchenden Ranken ohne Reizung fixieren, was sich vielfach sehr nützlich erwies; außerdem aber wurde solche Gelatine, nachdem mit ihr ein Ueberzug über Glasstäbe hergestellt war, dazu benutzt, um den Einfluß verschiedener Formen von „Berührung" auf die Ranken zu studieren. Es konnte durch Anpressen der Gelatinestäbe ein statischer Druck auf die Ranke ausgeübt werden, und dieser konnte konstant bleiben oder sich allmählich verstärken; es konnten auch einzelne oder viele, kleine oder große Stöße auf die Ranke ausgeübt werden; es konnten ferner die Ranken mit der Gelatine gerieben werden: in keinem Fall trat eine Reizung ein. Es blieb also eine Krümmung aus, ob statischer Druck oder ein Stoß erfolgte; auch mehrere aufeinanderfolgende Stöße, wie sie beim Reiben entstehen, erwiesen sich als unwirksam.

In der Fortsetzung seiner Versuche wies dann Pfeffer nach, daß Stöße, die durch andere feste Körper — abgesehen von Gelatine — ausgeführt werden, zur Reizung führen, vorausgesetzt, daß sie mit genügender Intensität anprallen. So ergaben z. B. dünne

glatte Glasfäden, Stückchen von Wachs, Fließpapier, Tierblase im trockenen und im feuchten Zustand positiven Reizerfolg, und mit in Wasser aufgeschlämmtem Ton konnte die Bedeutung der Geschwindigkeit des Anprallens leicht demonstriert werden. Dagegen zeigte sich, daß auch feste Körper durch statischen Druck keine Wirkung erzielen, also z. B. Glasstäbe oder Nadeln, wenn sie vorsichtig und ohne Reibung der Ranke angedrückt wurden und ohne plötzliche Drucksteigerung so verblieben. Ein Erfolg blieb sogar aus, wenn eine kurze oder eine bis zu 4 mm lange Strecke der Ranke einem konstanten Druck durch feste Körper ausgesetzt war, der notwendigerweise an verschiedenen Kontaktpunkten verschieden sein mußte (verrostete Nadel, Smirgelpapier). In allen diesen Fällen trat aber Reizung ein, sobald die Körper auch nur mit leichter Reibung auf die Ranke wirkten, selbst wenn die Kontaktfläche noch so klein war. Von größter Wichtigkeit ist es auch, daß kleine derartige Stöße, die einzeln nicht zur Reizung führen, durch Summation die Krümmung auslösen. Die Ranke bleibt bei immer wiederholten Reizen außerordentlich lange reizbar; auch während die Reaktion im Gange ist, können neue Reize empfunden werden, und erst allmählich tritt eine gewisse Reizgewöhnung ein.

Auf Grund sämtlicher Erfahrungen charakterisiert dann Pfeffer das Empfindungsvermögen der Ranken folgendermaßen: „Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagiert die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstücks mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so daß also die Kompression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht“ (Gelatine). Deshalb werden die Ranken weder durch mechanische Erschütterung im allgemeinen noch durch Regen gereizt. „Unter allen Umständen ist eine lokale, genügend schnell verlaufende Kompressionswirkung eine Bedingung der Reizung, die nicht durch einen statischen Druck ausgelöst wird, auch wenn ein solcher mit hoher Intensität auf räumlich getrennten Punkten lastet.“

Um einen einzigen Ausdruck für die hier näher bezeichneten mechanischen Bedingungen der Rankenreizung zu haben, wollen wir dieselben mit Pfeffer „Kontakt“ nennen, obwohl dieses Wort viel mehr geeignet wäre, einen statischen Druck zu bezeichnen. Wir sagen also, den Ranken kommt Kontaktreizbarkeit zu. Wir werden dieselbe auch bei anderen Objekten wiederfinden. Ob etwa auch beim Geotropismus ähnliche mechanische Wirkungen im Innern der Zellen zur Perzeption führen, wissen wir nicht; wahrscheinlich wirkt aber dort ein statischer Druck reizend.

Man wird annehmen dürfen, daß die Perzeption des Reizes in der Epidermis erfolgt, und schon Pfeffer hat darauf hingewiesen, daß die zur Perzeption nötigen Deformationen des Protoplasmas bei vielen Ranken durch gewisse histologische Einrichtungen, namentlich die sog. „Fühltüpfel“ erleichtert werden dürfte. Da aber auch sehr sensible Ranken ohne solche Einrichtungen existieren, so sind diese offenbar keine Bedingung für die Reizung. Wir gehen deshalb auf

eine Beschreibung solcher Fühltüpfel nicht ein und verweisen auf HABERLANDTS[1]) eingehende Schilderung derselben.

Es ist in hohem Grade auffallend, daß die Ranken, die ein so scharfes Unterscheidungsvermögen für verschiedene mechanische Einflüsse haben, doch auch auf Reize reagieren, von denen man glauben sollte, daß sie dem Kontaktreiz sehr ferne stehen. Wir verdanken CORRENS (1896a) den Nachweis, daß die Ranken nach einer plötzlichen Veränderung der Temperatur (Abkühlung und Erwärmung) ganz die gleichen Krümmungen ausführen, wie nach einem Kontaktreiz; so viel wir wissen (FITTING 1903, 614), ist auch die Wachstumsmechanik die gleiche, wie bei den Kontaktkrümmungen. CORRENS hat ferner gezeigt, daß auch chemische Reize zu einer Krümmung bei Ranken führen können; in diesem Sinne wirkten die verschiedensten Stoffe wie Jodlösungen, Essigsäure, Chloroform, Ammoniak. Endlich hat PFEFFER auch durch schwache Induktionsströme Reizkrümmungen veranlassen können.

Wir kommen auf diese Erscheinungen am Schluß der Vorlesung zurück. Sie sollten an dieser Stelle aber nicht unerwähnt bleiben, da sie zeigen, daß das Empfindungsvermögen der Ranken kein so eng begrenztes ist, als man nach dem bisher Mitgeteilten glauben sollte. Wir können aber von den Krümmungen nach Wärmereiz, chemischem Reiz etc. an dieser Stelle um so mehr absehen, als denselben in der Natur keinerlei Bedeutung zukommt.

Wir wenden uns jetzt zum Krümmungsvorgang, der gewöhnlich der Reizung folgt. Der außerordentlich rasche Verlauf desselben hat wohl hauptsächlich zu der Annahme geführt (DARWIN 1876a, MC DOUGAL 1896), daß sie durch Turgorsenkung auf der Konkavseite zustande käme und erst später durch Wachstum fixiert werde. Nach den Untersuchungen von FITTING (1903) spielt aber der Turgor hier keine besondere Rolle; es ist vielmehr die Krümmung durch einen eigenartigen Wachstumsverlauf bedingt. Durch mikroskopische Messung der Entfernung von Tuschemarken, die auf der Ober- und Unterseite in passenden Abständen angebracht waren, konnte FITTING feststellen, daß unmittelbar nach der Reizung die Marken auf der Konvexseite mit viel größerer Geschwindigkeit auseinanderrücken als vorher; die Verlängerung kann in wenigen Minuten so beträchtlich sein, daß sie auf die Stunde berechnet 50, 100 ja selbst 160 Proz. beträgt; sie nimmt also Werte an, die an der ungereizten Ranke selbst in 24 Stunden nicht erreicht werden, und es ist dabei einerlei, ob die Ranke jung oder alt ist. Gleichzeitig nähern sich die Marken auf der Unterseite (Konkavseite) etwas, so daß sich hier eine absolute Verkürzung von etwa 1 Proz. pro Stunde ergibt. Schon aus diesen Messungen geht hervor, daß nicht nur alle Gewebe des gereizten Rankenteils, welche von der Achse (Mittellinie) aus auf der Konvexseite liegen, sondern auch noch ein erheblicher Teil der Konkavseite eine Wachstumsförderung erfährt; mit anderen Worten die sog. neutrale Linie, die bei der Krümmung sich weder verlängert noch verkürzt, liegt

[1]) Neben anatomischen Untersuchungen finden sich bei HABERLANDT (1901) auch physiologische Erörterungen über die Natur der Kontaktreizbarkeit. Er legt dar, daß ein streng radialer Druck, eine Zusammenpressung des Protoplasmas, nicht zur Reizung führe, daß es vielmehr tangentiale Spannungen im Plasma seien, die eine Reizbewegung auslösen. — Ob diese Bemerkungen das Wesen der Erscheinung treffen, müssen wir dahingestellt sein lassen.

en Marken der Konkavseite nahe, und die Mittellinie zeigt eine beträchtliche Wachstumssteigerung. Das wird durch direkte Messungen an den Flanken, die ja die gleiche Verlängerung erfahren, wie die Mittellinie, nur bestätigt.

Man kann nun aber aus diesen Messungen nicht entnehmen, ob die Wachstumsbeschleunigung, die ihr Maximum der Kontaktstelle gegenüber erreicht, der erste und der einzige Faktor ist, der zur Krümmung führt, oder ob etwa gleichzeitig oder gar vorher eine Hemmung des Wachstums auf der Konkavseite eintritt. Die beobachtete Verkürzung der Markendistanz auf der Konkavseite kann ja eine aktive sein, sie kann aber auch der durch die Krümmung erzielten Kompression entspringen. Möglicherweise ist aber auch die Wachstumsbeschleunigung nicht in allen Teilen, die sie ergreift, eine aktive, sondern es folgen z. B. die tieferen Schichten dem starken Wachstum der peripheren passiv. Leider kann man diesen Fragen zurzeit nicht weiter nachgehen (vgl. Fitting 1903, S. 615).

Nach beendigter Einkrümmung folgt zunächst für einige Zeit ein Wachstumsstillstand, dann aber beginnt, wie wir gesehen haben, die Geradstreckung der Ranke. Messungen zeigen, daß dabei die bisherige Konvexseite gänzlich unverändert bleibt, während die Marken der Konkavseite ein Wachstum zeigen, das zwar weniger intensiv ist als das der Konvexseite bei der Einkrümmung, gegenüber der ungereizten Ranke aber immer noch eine beträchtliche Beschleunigung aufweist. Auch jetzt setzt sich diese Wachstumsbeschleunigung bis über die Mittellinie hinaus fort. Stellen wir diese Verhältnisse graphisch dar, so erhalten wir z. B. die Fig. 154.

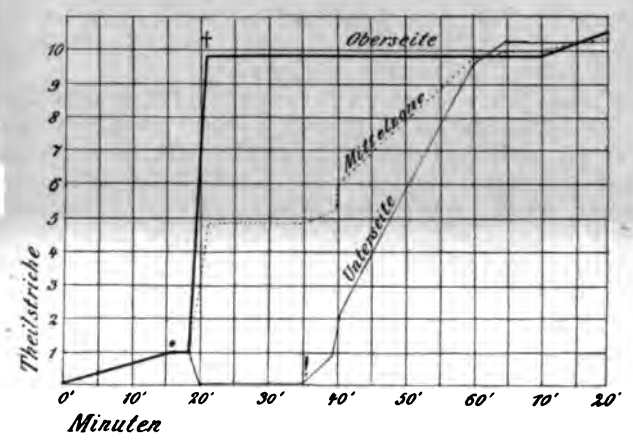


Fig. 154. Graphische Darstellung des Wachstums der Ranke von Sicyos angulatus nach Fitting (1902). * Beginn der Reizung, † Krümmung beendet, ! Beginn des Ausgleiches.

Die mitgeteilten Tatsachen zeigen auf das Deutlichste, daß der ganze auf eine Reizung folgende Bewegungsvorgang recht kompliziert ist, denn die Krümmung kommt ja nicht durch eine einfache Verkürzung der berührten Stelle zustande, sondern durch eine Wachstumsbeschleunigung, die am stärksten an der Stelle der Konvexseite ist, die dem direkt gereizten Ort der Konkavseite gegenüberliegt. Es muß also auf die Perzeption offenbar eine Reizleitung folgen. Perzeption, Leitung und Reaktion treten aber hier mit einer Geschwindigkeit ein, die außerordentlich viel größer ist, als bei irgend einer bisher besprochenen tropistischen Bewegung.

Verfolgen wir nun das Wachstum an einer Ranke die an zwei

Seiten gleichzeitig und gleichstark gereizt wurde, so ergibt sich, einerlei ob es eine allseits oder eine nicht allseits reagierende ist, stets das gleiche Resultat. Die Ranke wächst, als ob gar nichts mit ihr geschehen wäre; insbesondere bleibt das sonst eintretende verstärkte Wachstum aus. Daraus müssen wir entnehmen, daß das Ausbleiben der Krümmung bei zweiseitiger Reizung nicht etwa darauf beruht, daß — wie man besonders für allseitig reagierende Ranken hätte vermuten können — die zwei Reizungen zu zwei gleichen Reaktionen auf den Gegenseiten führen. Die eine Reizung hebt vielmehr den Erfolg der ersten auf, und sie tut das sogar noch dann, wenn eine Einkrümmung schon begonnen hat. Der letztere Umstand beweist, daß durch die Reizung der Oberseite nicht etwa die Perzeption auf der Unterseite unmöglich wird; es müssen also die Störungen entweder in der Reizleitung oder in der Reaktion liegen, doch wissen wir nicht, welche von diesen Eventualitäten zutrifft.

Es erübrigt nun noch, die Bedeutung der Rückkrümmung, die sich nach jeder Reizeinkrümmung einstellt, zu besprechen. Sie erfolgt ja zweifellos aus inneren Ursachen; sie ist nicht die Folge des Kontaktreizes, sondern erst der Reaktion, denn sie tritt, ebenfalls unter Wachstumsbeschleunigung, auch nach jeder rein mechanisch erzielten Krümmung auf. Es liegt also nahe, für sie ebenso den Autotropismus in Anspruch zu nehmen, wie wir das bei der Rückbildung geotropischer Krümmungen getan haben. Als Ursache des Autotropismus haben wir dort mit Baranetzky (1901) die Kompression der Konkavseite betrachtet, und demnach könnte also bei der Ranke die zweite Wachstumsbeschleunigung nur dann eintreten, wenn eine wirkliche Krümmung zuvor stattgefunden hat. Fitting (1903) wies aber nach, daß auch an Ranken, die mechanisch an der Ausführung der Krümmung gehindert werden, ebenfalls zwei vorübergehende Zuwachsbeschleunigungen auftreten, die durch eine Zeit des Wachstumsstillstandes getrennt sind. Es wäre sehr erwünscht, wenn bei solchen Objekten, die bei geotropischer Reizung ein beschleunigtes Wachstum in der Mittelzone aufweisen (vgl. S. 537), die Wachstumsverteilung bei Hemmung der Krümmung gemessen würde; möglich, daß sich da dieselben Verhältnisse herausstellen. Einstweilen können wir nicht mit Sicherheit sagen, ob der Autotropismus der Ranken ein andrer ist, als der früher bei geotropischer Reizung beobachtete. Sind beide Erscheinungen identisch, dann müßte aber schon ein Krümmungsbestreben, eine Spannung, und nicht erst die vollzogene Krümmung die Ursache des Autotropismus sein (vgl. Fitting, S. 612).

Nachdem wir jetzt die Reizbewegungen der Ranken studiert haben, die auf einen vorübergehenden Kontakt eintreten, wenden wir uns zu den Fragen, die mit dem Umschlingen der Stütze in der Natur zusammenhängen. Die revolutive Nutation der Ranke, der noch ähnliche Bewegungen des Stengels zu Hilfe kommen können, muß das Aufsuchen der Stütze erleichtern; man kann sagen, die Ranke durchsuche ihre Umgebung nach Stützen. Kommt ein auf Kontakt haptotropisch reagierender Teil der Ranke mit einem festen Körper in Berührung, so wird durch die weitergehende Nutationsbewegung dafür gesorgt, daß die Bedingungen für die haptotropische Reizung erfüllt werden; wie in unseren Versuchen wird die Ranke an der Stütze gerieben. Sie macht dann sofort eine Krümmung, und durch diese gelangen neue Rankenteile zum Kontakt mit der

Stütze; da sich zudem der Reiz, wie wir gesehen haben, nach beiden Seiten auf einige Millimeter ausbreitet, so hat in kurzer Frist die Ranke eine volle Windung hergestellt, vorausgesetzt, daß die Stütze nicht zu dick oder zu dünn ist. Bei passender Dicke der Stütze wird die Ranke die angestrebte Krümmung gar nicht ganz ausführen können; es wird also eine Spannung entstehen, die sich als Druck auf die Stütze äußert, und diesen kann man leicht demonstrieren, wenn man Stützen aus wenig festem Material (z. B. Papier) verwendet; solche werden zusammengedrückt. Auf die erste Windung folgt dann, wenn noch eine freie Spitze der Ranke vorhanden ist, eine zweite und dritte. Allein es frägt sich, wie werden diese Krümmungen zu bleibenden Umschlingungen, da doch auf jede Einkrümmung eine Rückkrümmung folgt. Diese Rückkrümmung läßt sich in der Tat auch an den Ranken beobachten, die eine Stütze erfaßt haben; sie äußert sich in einer Lockerung der bestehenden Windung. So wie diese aber eingetreten ist, kann durch die Bewegung der Ranke oder der Stütze wiederum ein Kontaktreiz ausgelöst werden, der von neuem zur Einkrümmung führt und so schließlich eine dauernde Umschlingung der Stütze bewirkt. So lange keine Lockerung der Windung erfolgt ist, ist kein neuer Kontaktreiz möglich, denn der Druck auf die Stütze bietet ja nicht die Bedingungen der Kontaktreizung. Wie bemerkt, pflanzt sich der Krümmungsreiz von der

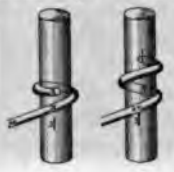


Fig. 155. *I* Ranke, die an der Spitze eine Windung um eine Stütze gemacht hat. Es wird ein Tuschestrich gezogen, der vertikal über die Ranke und die Stütze geht; er berührt die Ranke in den Punkten 1 und 2, die Stütze bei 3. Auf der Ranke wird außerdem bei 4 ein Punkt markiert, der von der Stütze noch weit entfernt ist. *II* Dieselbe Ranke einige Stunden später. Die früher gebildete Windung in die Höhe geschoben; Punkt 4 jetzt der Stütze anliegend. Nach einer Handskizze von Fitting.

Kontaktstelle nach oben und nach unten fort. Die Basis der Ranke kann nun aber aus mechanischen Gründen ihrem Krümmungsbestreben nicht folgen, da sie an der Pflanze und an der Stütze festgelegt ist. Wenn aber die gebildete Windung an der Stütze sich wieder lockert, dann tritt Krümmung auch an den basalwärts an sie angrenzenden Rankenteilen ein, und diese legen sich um die Stütze, indem sie die schon gebildete, aber gelockerte Windung vor sich her schieben. Ein Blick auf die Figur 155 wird das verständlich machen. Mit der dauernden Fixierung einer Windung an der Stütze hört dann ein weiteres Fortschreiten der Krümmung basalwärts auf.

Nach Ausbildung bleibender Windungen erlischt in diesen das Längenwachstum völlig, es treten indes sowohl in den Windungen wie auch im übrigen Teil der Ranke eine Reihe von wichtigen Veränderungen auf, die wahrscheinlich nicht durch den Kontakt, vielleicht aber durch den Druck auf die Stütze, ausgelöst werden. Das Längenwachstum im Basalteil der Ranke kommt rasch zum Stillstand, auch wenn sie noch bei weitem nicht die Länge erreicht hat, die sie ohne Stütze erlangen könnte. Ferner beginnt im Basalteil eine schraubige Einrollung, die für die Befestigung der Pflanze von großer Bedeutung ist, da durch sie der Pflanzenkörper an die Stütze herangezogen wird. Aus rein mechanischen Gründen können diese Schraubenwindungen (vgl. Fig. 152 *d*) nicht alle gleich gerichtet sein, sondern es muß mindestens an einer Stelle (Fig. 152 *d*, *W*) eine Umkehr der

Windungsrichtung stattfinden; häufig findet man sogar deren mehrere. Daß diese Umkehr mechanisch notwendig ist, kann man sich an jedem Bindfaden oder Kautschukschlauch klar machen, den man nach Fixierung an Basis und Spitze in Schraubenlinien zu drehen sucht. Die schraubige Einrollung erinnert an die früher erwähnten autonomen Einrollungen alternder Ranken, die keine Stütze gefunden haben, denn sie kommt auch stets durch stärkeres Wachstum der Oberseite zustande. Daß beide Erscheinungen aber nicht identisch sind, ergibt sich unter anderem daraus, daß die Einrollung nach dem Erfassen von Stützen auch bei solchen Ranken eintritt, die keine Alterseinrollung erfahren (Vitis; Darwin 1876a).

Von weiteren Veränderungen in der Ranke, die eine Stütze erfaßt hat, erwähnen wir noch folgende: nicht selten tritt an dem der Stütze anliegenden oder sogar auch im freien Basalteil der Ranke ein bedeutendes Dickenwachstum mit reichlicher Bildung von mechanischen Elementen auf, das die Ranke funktionstüchtiger macht (Treub 1882/83, Ewart 1898). Einzelne Ranken scheiden auch Sekrete aus, die ihr Anhaften befördern (O. Müller 1887). Wegen dieser und anderer morphogener Erfolge des Kontaktreizes vgl. man S. 383. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die funktionierenden Ranken eine viel längere Lebensdauer aufweisen als solche, die keine Stütze gefunden haben; letztere gehen gewöhnlich bald zu Grunde, verdorren, oder werden abgeworfen.

Haptotropismus findet sich nun aber nicht nur bei den Ranken, die der Pflanze als spezifische Kletterorgane dienen, und die in spezieller Anpassung an diese Funktion ihre früheren Funktionen ganz aufgegeben haben, sondern er tritt auch als Nebenfunktion an Organen auf, die ihre alte Hauptfunktion noch ausüben. So ist z. B. die gewöhnliche Wurzel für Kontakt in der Wachstumszone empfindlich und reagiert mit haptotropischen Krümmungen (Sachs 1873, 437); diese Befähigung ist dann bei manchen Luftwurzeln so gesteigert, daß wir geradezu von „Wurzelranken" (Lit. bei Ewart 1898) reden können. Kontaktreizbarkeit findet sich ferner in sehr auffallendem Maße bei Blättern, insbesondere an Blattstielen (Darwin 1876a). Pflanzen der verschiedensten Familien, wie Clematis, Maurandia, Lophospermum, Tropaeolum, Solanum jasminoides umschlingen mit den Blattstielen Stützen, während die Blattlamina eine wohl ausgebildete Assimilationsfläche darstellt. Bei Fumaria officinalis rankt sogar die unveränderte Blattlamina. Auch Nepenthes wäre hier zu erwähnen, bei der ein besonderer Teil des Blattes als Ranke funktioniert, während ein anderer der Kohlensäureassimilation, ein Dritter dem Insektenfang dient. Als Stengelkletterer, also Pflanzen, deren Hauptsproß für Kontakt reizbar ist und Stützen umwindet, wäre Lophospermum zu nennen, das neben den schon erwähnten reizbaren Blattstielen auch reizbare Internodien besitzt. Alle die angeführten Beispiele sind übrigens physiologisch noch wenig erforscht, und es ist insbesondere nicht festgestellt, ob sie bezüglich ihre Krümmungsmechanik und ihrer Empfindlichkeit mit den Ranken übereinstimmen. Wir gehen deshalb nicht weiter auf sie ein und widmen nur noch Cuscuta ein paar Worte. Diese merkwürdige Pflanze erregt unser Interesse besonders deshalb, weil sie die Rankenpflanzen mit den Windepflanzen verbindet.

Nach den Untersuchungen von Peirce (1894) hat Cuscuta zwei regelmäßig abwechselnde Stadien: im ersten ist sie eine links win-

dende Pflanze und macht unter der Wirkung der kreisenden Bewegung ihres Gipfels steile Windungen, die sich nur an vertikale Stützen anlegen; nach einiger Zeit folgt das andere Stadium, in welchem Cuscuta sich wie eine Ranke verhält und viel weniger steile, aber dichter der Wirtspflanze anliegende Windungen ausbildet; diese kommen durch Kontakt mit festen Körpern, aber nicht mit feuchter Gelatine zustande, so daß die Reizbarkeit der Stengel offenbar völlig mit der der Ranken übereinstimmt; zum Unterschied von diesen besitzt Cuscuta aber auch im Stadium der Kontaktreizbarkeit ausgesprochenen Geotropismus und umschlingt deshalb auch dann nur vertikale Stützen. Daß Cuscuta auf Kontakt noch mit der Bildung von Haustorien antwortet, sei nur nebenbei bemerkt.

Haptotropische Bewegungen sind auch unter den Insektivoren weit verbreitet, doch ist ihre biologische Bedeutung hier eine ganz andere als die der Ranken. Ihr Nutzen für die Pflanze liegt darin, daß sie

Fig. 156. Blätter von Drosera rotundifolia, links von oben, rechts von der Seite gesehen. Vergrößert. Nach Darwin, aus „Bonner Lehrbuch".

das Festhalten und das Verdauen kleiner Tiere ermöglichen. Leider steht aber auch für die Reizbewegungen der Insektivoren eine umfassende Bearbeitung aus neuerer Zeit noch aus, so daß wir über wichtige Fragen nur unvollkommen aufgeklärt sind. Wir halten uns ausschließlich an die Blätter von Drosera (Darwin 1876 b). Bei unserer einheimischen Drosera rotundifolia sind diese fast kreisrunde Scheiben, die an langem Stiel inseriert sind. Die Oberseite der Scheibe ist etwas konkav und mit den sog. Tentakeln besetzt. Dies sind Drüsen, die in der Mitte des Blattes kurz gestielt sind und aufrecht stehen, während sie an der Peripherie lang gestielt und nach außen zurückgebogen sind. An jeder Drüse haftet ein schleimiges Sekret, das in der Sonne einem Tautröpfchen gleich funkelt und zu der deutschen Benennung der Pflanze, „Sonnentau", geführt hat. Das klebrige Sekret hält kleine Insekten, die zufällig auf das Blatt geraten sind, fest, und durch die weiteren Ausscheidungen der Drüsen, die uns an dieser Stelle nicht interessieren (vgl. S. 223), wird dann die Verdauung eingeleitet. Wenn nun ein einzelner Tentakel ein kleines Insekt eingefangen hat, so treten nicht nur in ihm, sondern auch in anderen Tentakeln Krümmungen ein, bis schließlich ungefähr alle Drüsen mit der Beute in Berührung gekommen sind und sich an der Verdauung beteiligen können. Nehmen wir an, das Insekt sei auf einen oder mehrere der kürzeren Tentakel in der Scheibenmitte ge-

kommen, so bleiben diese ungekrümmt, senden aber einen Impuls nach außen, der alle peripheren Tentakel zu einer Krümmung radial nach innen veranlaßt. Ist aber das Insekt auf einem peripheren Tentakel eingefangen worden, so bewegt sich dieser zunächst allein mit der Beute nach der Mitte zu; wenn so der Tierkörper im Zentrum angelangt ist, geht von da ein Reiz auf die übrigen peripheren Tentakel aus, und dann erst fangen diese an, sich einzukrümmen. Wir haben also die Bewegung auf direkten Reiz von der durch zugeleiteten Reiz zu unterscheiden und können feststellen, daß Reizübertragung nur von den scheibenständigen Tentakeln ausgeht. Aber alle scheibenständigen, nicht nur die genau zentralen Drüsen, vermögen einen Reiz auszustrahlen. Reizt man also das Droserablatt etwa halbwegs vom Zentrum zum Rand an zwei gegenüberliegenden Punkten, so krümmt sich die eine Hälfte aller Tentakel nach dem einen, die andere Hälfte nach dem anderen gereizten Ort. Es entstehen dann, wie Darwin sagt, auf einem solchen Blatt zwei Räder, deren Speichen von den Tentakelstielen, deren Achsen von den in einem Punkt konzentrierten Drüsen gebildet werden. — Wir betrachten nun zunächst den Erfolg der direkten Reizung eines einzelnen Tentakels. Dabei haben wir die Art der Reizbarkeit, den Ort der Perzeption und die Ausführung der Krümmung zu unterscheiden.

Drosera reagiert auf mechanische und auf chemische Reize. Die wirksamen mechanischen Reize sind Kontaktreize, wie bei den Ranken. Darwin (1876b) zeigte, daß indifferente Flüssigkeiten, wie Wasser, keinerlei Effekt hervorbringen, auch wenn sie mit ansehnlicher Kraft auf die Tentakel aufprallen; Pfeffer (1885) wies nach, daß Gelatinestäbe (wie bei den Ranken) ebenfalls unwirksam sind. Dagegen führen feste, unlösliche Körper von erstaunlich geringem Gewicht, wenn sie nur durch das Sekret durchzusinken vermögen, bei längerem Kontakt zu energischen Krümmungen. Auch durch Streichen mit einem Pinsel oder Holzstäbchen kann man reizen, doch bedarf es zur Erzielung eines Erfolges mehrerer Berührungen hintereinander. In allen diesen Punkten stimmt Drosera völlig mit den Ranken überein. Wiederum Darwin verdanken wir den Nachweis, daß die Reizperzeption ausschließlich in der Drüse stattfindet, und Haberlandt (1901) wies in den Epidermiszellen derselben eigenartige Einrichtungen nach, die den Fühltüpfeln der Ranken entsprechen. Die Krümmung wird aber ausschließlich vom Tentakelstiel besorgt, und zwar ist es ganz besonders die Basis desselben, die sich stark biegt, während die obere Hälfte völlig gerade bleibt. Dies tritt mit größter Deutlichkeit an den langstieligen Randtentakeln hervor (Fig. 157). Wie die Mechanik der Krümmung beschaffen ist, das wissen wir noch nicht. Nachdem aber durch Batalin (1877) eine Wachstumsbeschleunigung während der Krümmung festgestellt worden ist, liegt es am nächsten, anzunehmen, daß nicht nur die Art der Empfindlichkeit, sondern auch die Ausführung der Bewegung ganz wie bei den Ranken verläuft.

Fig. 157. Stück eines Querschnittes durch ein Droserablatt mit drei Tentakeln, von denen einer auf Reiz eingekrümmt ist. Nach Darwin (Insektenfressende Pflanzen).

Die Tentakel reagieren auf einen mechanischen Reiz sehr rasch. Schon nach 10 Sekunden konnte Darwin mit der Lupe den Beginn einer Krümmung beobachten; eine ohne optische Hilfsmittel sichtbare Einbiegung sah er häufig im Verlauf von nicht ganz einer Minute eintreten. Mit dem Fortschreiten der Biegung durchläuft das Ende des Tentakels in kurzer Zeit einen großen Raum; die randständigen, zurückgebogenen Tentakel bewegen sich dabei nicht selten durch einen Winkel von 270° und können ihre Bewegung in einer Stunde ausführen. Einige Zeit nach Vollendung der Einkrümmung tritt auch bei Drosera wieder eine Rückkrümmung, also eine Geradstreckung des Tentakels ein, selbst wenn der Kontakt mit dem als Reiz wirkenden Körper fortbesteht. Sie erfolgt freilich viel langsamer als bei den Ranken — nach Darwin etwa in 24 Stunden — dürfte aber nach Ursache und Mechanik mit den analogen Vorgängen der Ranken identisch sein. Sofort nach Geradestreckung — vermutlich auch schon früher — ist der Tentakel wieder für eine neue Reizung zugänglich.

Es wurde schon erwähnt, daß Drosera auch chemisch reizbar ist. Wir können jetzt hinzufügen, daß die chemischen Reize im allgemeinen viel intensiver wirken als die mechanischen, was sich in der Schnelligkeit der Bewegung und namentlich auch in der Dauer der Einkrümmung zeigt. Abgesehen davon scheint aber die Krümmung nach chemischer Reizung sich in derselben Weise zu vollziehen, wie nach mechanischer. Darwin konnte für die allerverschiedensten Substanzen, wenn sie in Lösung auf das Droserablatt gebracht wurden, Reizung feststellen. Darunter befinden sich solche, die offenbar weder nützlich noch schädlich für das Blatt sind, andrerseits notorische Gifte, wie z. B. Sublimat, endlich aber auch Nährstoffe, die entweder, wie viele Ammoniaksalze oder Phosphate, sofort absorbiert werden können oder, wie Eiweiß und eiweißhaltige tierische Körper, erst durch das Drüsensekret verdaut werden müssen. Unter den Stoffen, die, vom ernährungsphysiologischen Standpunkt aus betrachtet, gleichgültig sind, wäre vor allen Dingen das destillierte Wasser zu nennen, dessen von Correns (1896 b) konstatierte Reizwirkung biologisch noch recht unverständlich ist. Besonders zu betonen ist aber, daß es sich bei den Correnssschen Versuchen um Wasser von größter chemischer Reinheit handelt; durch Spuren beigemengter löslicher Stoffe ist also die Krümmung nicht bedingt. Natürliches Wasser wirkt übrigens nicht reizend und zwar nur aus dem Grunde, weil sein Kalkgehalt die Reizbarkeit bei Drosera gerade so aufhebt, wie die Anaesthetica Aether, Chloroform etc. (vgl. S. 121, Anm).

Betrachten wir nun die Krümmung der Tentakel auf zugeleiteten Reiz. Ueber die Reizleitung selbst ist freilich sehr wenig bekannt. Es ist nicht einmal sicher gestellt, ob sie sich im Parenchym der Blätter (Darwin 1876 b) oder in den Gefäßbündeln (Batalin 1877) vollzieht. So viel wir wissen, gehen die Impulse ausschließlich von den im Zentrum der Scheibe stehenden kurzen Tentakeln, nicht aber von randständigen aus. Der übermittelte Impuls wirkt dann von unten kommend direkt auf die Bewegungszone; daß er nicht erst bis zum Köpfchen geleitet werden muß, ergibt sich daraus, daß auch köpfchenlose Tentakel (Darwin 1876 b, 219) auf zugeleiteten Reiz reagieren, während sie direkt nicht reizbar sind. Diese Tatsache beansprucht neben ihrer großen generellen Bedeutung auch noch ein spezielles Interesse, insofern sie gewisse Erscheinungen bei Drosera, nämlich die

„Zusammenballungen“ (Aggregation) im Zellsaft der Tentakelzellen, richtig zu beurteilen erlaubt. Wird das Köpfchen eines Tentakels gereizt, so treten in seinen Zellen eigenartige Veränderungen auf. Es nimmt (de Vries 1886) zunächst die Protoplasmabewegung beträchtlich zu, und die Vakuole teilt sich in eine große Anzahl von kleinen Vakuolen. Diese kontrahieren sich darauf, indem sie wahrscheinlich gewisse von ihren Inhaltsstoffen, nämlich den Zucker und die organischen Säuren, ausstoßen. Die zusammengeballten Vakuolen liegen nun, von ihrer bisherigen Plasmawand umgeben, in dem ausgetretenen Zellsaft; enthalten die Vakuolen einen roten Farbstoff, so ist dieser Prozeß besonders deutlich zu verfolgen. Die Zusammenballung schreitet von der gereizten Drüse abwärts im Tentakel von Zelle zu Zelle fort und tritt auch später in den sekundär gereizten Tentakeln auf. Man könnte glauben, in diesem Fortschreiten der Aggregation liege die Reiztransmission. Genauere Beobachtung lehrt aber, daß in dem sekundär gereizten Tentakel die Zusammenballung nicht mit der Krümmung beginnt, sondern erst dann einsetzt, wenn die Drüse zu sezernieren beginnt. Auch in dem sekundär gereizten Tentakel schreitet also die Zusammenballung von oben nach unten fort und nicht wie der Krümmungsreiz von unten nach oben. Demnach steht also der ganze Prozeß[1]) sicher nicht mit den Krümmungen, dagegen eher mit der Drüsensekretion in näherer Beziehung, und von dieser wissen wir, daß sie auch im Zellkern der Drüsenzellen höchst merkwürdige Veränderungen hervorruft (Rosenberg 1899).

Abgesehen davon, daß bei direkter Reizung des Tentakels der Reiz nur von oben her auf die Bewegungszone übertragen wird, bei indirekter Reizung aber nur von unten her, besteht noch ein anderer wichtiger Unterschied zwischen beiden Arten der Reizung. Bei der Reizung, die vom Köpfchen ausgeht, ist es ein für allemal eine bestimmte Seite des Tentakels, die konvex wird, nämlich die Außenseite. Bei der indirekten Reizung aber hängt, wie aus den S. 613 erwähnten Versuchen hervorgeht, die Richtung, in der die Einkrümmung erfolgt, von der Richtung ab, aus der ein Reiz kommt. Es kann also auch eine Flanke des Tentakels konvex werden, und es bleibt des näheren zu untersuchen, ob nicht unter geeigneten Versuchsbedingungen sogar die Innenseite konvex werden kann. Nur bei indirekter Reizung also handelt es sich um eine tropistische Krümmung, im anderen Fall dagegen um eine Nastie. Von Nastie spricht man ja (vgl. S. 529) dann, wenn die Krümmungsrichtung von der Pflanze bestimmt wird. Es kann aber eine Nastie ebensowohl durch bestimmt gerichtete Reize wie durch diffuse Reize zustande kommen. Welcher Fall nun bei Drosera vorliegt, das steht nicht ganz fest; es ist aber sehr wahrscheinlich, daß der vom Köpfchen ausgehende Reiz alle Seiten des Stieles mit gleicher Intensität trifft; dann müßte eben einer dieser Seiten (und zwar der Oberseite oder der Unterseite) eine höhere Reaktionsfähigkeit zukommen als der anderen. In dieser Auffassung werden wir bestärkt durch das Verhalten der Ranken. Auf Kontaktreiz verhalten sich diese rein tropistisch, auf chemischen Reiz und auf Wärmereiz dagegen nastisch. Es tritt nämlich auf Erwärmung wie auf Abkühlung (Correns 1896a) die Einkrümmung

[1]) Bemerkenswert ist aber, daß nach Darwin (S. 220) auch in geköpften Tentakeln eine freilich viel schwächere Aggregation eintritt.

mer ... eicher Richtung ein; stets wird die Unterseite konkav, dem sich die Ranke, von der Spitze aus beginnend, einrollt. Dieser Erg zeigt sich sowohl, wenn die Temperatur der Ranke durch ärmeleitung allseits gleich verändert wird, als auch dann, wenn seitige Strahlung die Ranke von einer beliebigen Seite aus fft. Man muß also annehmen, daß jede Erwärmung an allen nkten der Ranke die gleiche Temperaturerhöhung herruft; dann ist aber der Erfolg, die bestimmt und stets gleich gehtete Krümmung, durch die physiologische Dorsiventralität der nke bedingt. Dabei ist in hohem Grade auffallend, daß auch die Kontaktreiz allseits gleich reagierenden Ranken auf Wärmereiz mer nur die Unterseite konkav werden lassen.

Drosera und die Ranken zeigen uns also interessante Uebergänge n tropistischer zu nastischer Reaktion. Auf mechanische und chemische Reizung erfolgende, exquisit nastische Bewegungen, die sich unmittelbar an die von Drosera anschließen, finden sich auch noch bei anderen Insektivoren; so bei der berühmten Dionaea muscipula, bei Aldrovanda vesiculosa und weniger auffallend bei Pinguicula. Eingehende physiologische Studien an ihnen, wie sie übrigens auch für Drosera dringend nötig wären, fehlen noch; so wird es am besten ein, wenn wir uns mit diesem kurzen Hinweis begnügen. Auch auf ie haptotropischen Krümmungen niederer Organismen (Mucorinen ERRERA 1881, TRZEBINSKY 1902; Algen NORDHAUSEN 1900) können wir nicht mehr eingehen.

Literatur zu Vorlesung 38.

BANETZKY. 1901. **Flora 89, 138.**
ITALIN. 1877. **Flora 60, 36.**
CORRENS. 1896a. **Bot. Ztg. 54, 1.**
— 1896b. Bot. Ztg. **54**, 21.
DARWIN. 1876a. Die Bewegungen u. Lebensweise kletternder Pflanzen (Carus). Stuttgart.
— 1876b. Insektenfressende Pflanzen (Carus). Stuttgart.
ERRERA. 1884. Bot. Ztg. **42**, 497.
EWART. 1898. Annales Jard. bot. de Buitenzorg **15**, 187.
FITTING. 1902. Ber. D. bot. G. **20**, 373.
— 1903. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 545.
HABERLANDT. 1901. Sinnesorgane i. Pflanzenreich z. Perzeption mechanischer Reize. Leipzig.
MAC DOUGAL. 1896. Ber. D. bot. Ges. **14**, 151.
MÜLLER, O. 1887. Cohns Beitr. z. Biol. **4**, 97.
NORDHAUSEN. 1900. Jahrb. wiss. Bot. **34**, 235.
PEIRCE. 1894. Annals of Botany **8**, 53.
PFEFFER. 1885. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 483.
ROSENBERG. 1899. Phys.-cytolog. U. über Drosera rotundifolia. Upsala.
SACHS. 1873. Arb. bot. Institut. Würzburg **1**, 385.
TRZEBINSKY. 1902. Anzeiger der Akad. zu Krakau.
TREUB. 1882/3. Annales Jard. bot. Buitenzorg **3**.
DE VRIES. 1886. Bot. Ztg. **44**, 1.

Vorlesung 39.

Nyktitropismus.

Viele Pflanzenorgane, zumal Laub- und Blütenblätter, nehmen am Abend eine andere Stellung ein, als sie tagsüber inne hatten. Blüten- oder Perigonblätter z. B. krümmen sich bei Tage so, daß die Blüte „geöffnet" ist; am Abend kommt es durch eine entgegengesetzte Krümmung zum „Schließen" der Blüte. Entsprechende Bewegungen treten auch an ganzen Infloreszenzen, so namentlich bei den Compositen ein; sie öffnen sich, wenn die Randblüten oder alle Blüten des Köpfchens sich nach außen krümmen, sie schließen sich, wenn diese sich nach innen zusammenneigen. Auch bei manchen Laubblättern kann man noch von einem Schließen und Oeffnen reden, z. B. wenn diese sich der Knospe anlegen und wieder abheben, oder wenn sie paarweise mit den Flächen sich aneinanderlegen und wieder auseinanderweichen; in anderen Fällen aber wird man den allgemeineren Ausdruck Nachtstellung statt "Schluß" und Tagstellung statt „Oeffnung" benutzen, so z. B. bei den Dolden von Daucus, die am Abend vertikal abwärts, am Tag aufwärts gerichtet sind. Statt „Nachtstellung" sagt man auch wohl „Schlafstellung".

Differente Tag- und Nachtstellungen können schon durch Kombination von Geo- und Heliotropismus zustande kommen. So hat Voechting (1888) an einer von unten her beleuchteten Malva verticillata beobachtet, daß die Blätter, die bei Tag ihre Lamina nach unten kehrten, während der Nacht sich geotropisch aufrichteten. Die eingangs erwähnten Schlafstellungen der Blätter und Blüten kommen aber nicht durch eine solche Kombination von Heliotropismus und Geotropismus zustande, sie haben überhaupt mit den Tropismen gar nichts zu tun, obwohl sie häufig durch das Licht, in anderen Fällen durch die Wärme veranlaßt werden. Licht und Wärme wirken eben bei diesen Krümmungen nicht wie beim Heliotropismus und Thermotropismus dann krümmend, wenn sie gegenüberliegende Seiten der Pflanze mit ungleicher Intensität treffen; während es sich bei Heliotropismus und Thermotropismus um eine örtlich verschiedene Verteilung von Wärme und Licht handelt, müssen diese Faktoren bei den Bewegungen, die uns hier beschäftigen, zeitlich variieren. Die Pflanze reagiert also auf einen Wechsel in der Beleuchtung, oder auf einen Temperaturwechsel, und sie reagiert nicht tropistisch, sondern nastisch. Man könnte also die Oeffnungs- und Schließbewegungen als thermonastische und photonastische bezeichnen und könnte gleichzeitig die Auswärtskrümmung durch ein zugesetztes epi-, die Einwärtskrümmung durch hypo- näher charakterisieren, also z. B. von photoepinastischen und photohyponastischen Bewegungen reden; tatsächlich ist eine andere Bezeichnung üblich; man spricht von Nyktitropismus und nyktitropischen Bewegungen. Da dieser Ausdruck nun einmal eingebürgert ist, so wollen auch wir ihn verwenden, obwohl er in doppelter Hinsicht falsch ist: einmal handelt es sich ja gar nicht um einen Tropismus; andrerseits ist nicht Dunkelheit (νύξ) an sich das auslösende Moment, sondern der Wechsel von Licht und Dunkelheit.

Die Ursache, weshalb wir nun den Nyktitropismus an den Hapto-

ropismus anreihen, liegt darin, daß die Mechanik der nyktitropischen Bewegung vielfach mit der bei den Ranken aufgedeckten sehr genau übereinstimmt; die Uebereinstimmung zwischen beiden Erscheinungen wird aber besonders groß, wenn wir die thermonastischen Krümmungen der Ranken mit den nyktitropischen Bewegungen vergleichen, wie wir sie bei manchen Blüten finden. Die thermonastischen Rankenkrümmungen kommen, wie FITTING (1903) versichert, auf die gleiche Weise zustande, wie die haptotropischen; bei Abkühlung oder Erwärmung tritt eine Wachstumsbeschleunigung auf, die an der Peripherie der Oberseite am stärksten ist, die aber auch noch die Mittelzone ergreift und erst in der Nähe der sich etwas verkürzenden Unterseite (Konkavseite) ausklingt. Einige Zeit darauf wird bei fernerhin konstanter Temperatur durch den inversen Wachstumsvorgang die Ranke wieder gerade gestreckt. Vergleichen wir nun damit eine Frühlingsblüte, etwa eine Tulpe oder Crocus. Auf eine genügende Temperatursteigerung folgt ein stärkeres Wachstum der Perigonoberseite; diese wird konvex, und das Perigonblatt krümmt sich je nach dem Grad der Erwärmung mehr oder minder nach außen. Eben sichtbare Krümmungen werden schon durch schwache Reize hervorgerufen; bei Crocus z. B. genügt dazu nach PFEFFER (1873) eine Temperaturerhöhung von einem halben Grad. Die stärkste Krümmung findet bei der Tulpe im Basalteil der Perigonblätter statt; hier wird man also an gegenüberliegenden Stellen der Innen- und Außenseite in geeigneten Distanzen Marken zum Messen anbringen. In der folgenden Tabelle ist nun das Resultat solcher Messungen mitgeteilt, die während der durch Erwärmung veranlaßten Oeffnung an zwei Blüten ausgeführt wurden; die Tabelle gibt den Zuwachs in Prozenten pro Stunde. Die Blüten verweilten von $5^1/_2$ Uhr abends bis zum nächsten Mittag 12 Uhr 40 Minuten in 11° C und wurden dann in 18° C übertragen. (JOST 1898.)

Temperatur	11° C		18° C			
Proz. Zuwachs pro Std. in der Zeit von	$5^1/_2$ p. m. bis 9 h a. m.	9–12	1. Stunde 12^{40}—1^{40}	2. Stunde 1^{40}—2^{40}	3. Stunde 2^{40}—3^{40}	4. Stunde 3^{40}—4^{40}
Blüte I						
Auf der Außenseite	0,1	0,2	0,0	7,4	1,8	0,4
Auf der Innenseite	0,3	0,4	6,8	0,5	3,4	0,1
Blüte II						
Außenseite	0,1	0,0	1,5	4,7	0,0	1,2
Innenseite	0,3	0,1	3,9	0,0	0,6	0,3

Betrachten wir die erste Blüte, so finden wir in der konstanten Temperatur von 11° C. im Laufe vieler Stunden einen ganz geringen Zuwachs. In der ersten Stunde nach Einwirkung der höheren Temperatur ist die Innenseite sehr stark, die Außenseite gar nicht gewachsen. In der zweiten Stunde dreht sich das Verhältnis gerade um: die Außenseite wächst sehr stark, die Innenseite fast gar nicht. Die zweite Blüte verhält sich ganz ähnlich. Hand in Hand mit dieser Wachstumsverteilung geht natürlich die Krümmung des Perigonblattes, die in der ersten Stunde zu einer energischen Oeffnung, in

der zweiten Stunde aber zu einem beträchtlichen Rückgang führt. Wir sehen hier also wieder dieselbe Erscheinung wie bei den Ranken: auf den Reiz tritt nicht nur eine Bewegung in einer Richtung ein, sondern eine Schwingung hin und zurück. So gut wie bei den Ranken variiert aber die Zeit, die zur Ausführung einer Schwingung nötig ist, bei den verschiedenen Blüten sehr. Die Rückbewegung erfolgt bei Tulipa sehr rasch. Aber das ist nicht überall so, bei Crocus z. B. dauert es schon etwa zwei bis drei Stunden und bei anderen Blüten vielleicht noch länger, bis sie eintritt. Es ist kaum daran zu zweifeln, daß sie auch hier auf Autotropismus beruht, und man wird vermuten dürfen, daß sie ebenso wie die Krümmung selbst durch ein auch in der Mittelzone beschleunigtes Wachstum zustande kommt; möglicherweise sind die beiden Perioden beschleunigten Wachstums durch eine Zeit nachlassenden oder ganz erlöschenden Wachstums getrennt. Das können nur Messungen entscheiden, die in kürzeren Intervallen ausgeführt werden, als das bisher geschehen ist. Die mit der Reizbewegung verknüpfte Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone tritt ja bei den obigen Messungen außerordentlich deutlich hervor. Das Wachstum der Mittelzone betrug in Stundenprozenten:

	In 11° C		Nach Erwärmung auf 18° C			
	$5^1/_2$—9	9—12	1. Stunde	2. Stunde	3. Stunde	4. Stunde
Blüte 1	0,2	0,3	3,4	4,0	2,7	0,25
Blüte 2	0,2	0,0	2,7	2,3	0,3	0,7

Die Beschleunigung zeigt sich am klarsten, wenn man das Wachstum in der ersten und zweiten Stunde nach der Erwärmung etwa mit dem in der vierten Stunde bei dauernd gleich hoher Temperatur erfolgenden vergleicht.

Die Wirkung einer Abkühlung wollen wir an den Messungen studieren, die Pfeffer (1875, S. 125) mitgeteilt hat. Er brachte Crocusblüten, die etwa 24 Stunden lang in einer Temperatur von 17—18° C. verweilt hatten, in 7—$7^1/_2$° C. und konstatierte daselbst eine Schließbewegung. Es trat also ein verstärktes Wachstum auf der Perigonaußenseite auf, das wiederum bis über die Mittelzone hinausgriff und nach kurzer Zeit beträchtlich nachließ. Nachstehend geben wir einige Zahlenangaben Pfeffers für das Wachstum der Mittelzone von Crocus, die das Gesagte beweisen: (Stundenprozente)

	In 17—18° C		In 7—$7^1/_2$° C		
	4 p m—9 a m	9 a m—12	Erste halbe Stunde	Zweite halbe Stunde	Weitere 3 Stunden
Crocus 1	0,64	0,70	4,65	1,87	0,41
Crocus 2	0,67	0,74	6,21	3,27	0,34

Ob bei fernerhin konstanter niedriger Temperatur eine Oeffnungsbewegung, also eine autotropische Gegenwirkung eintritt, ist nicht bekannt; ihre Existenz ist aber sehr wahrscheinlich.

Der Akt des Temperaturwechsels treibt also das mittlere Wachstum der Perigonblätter ganz bedeutend über die Größe, welche es bei Konstanz der betreffenden Temperatur besitzt[1]), er wirkt

[1]) Aller Wahrscheinlichkeit nach kann eine Krümmung selbst beim Eintreten

er außerdem auf die Ober- und Unterseite verschieden ein und
irt so zu der Krümmung. Die Analogie mit den Rankenbewegungen,
sbesondere mit den thermonastischen, ist also, wie gesagt,
ne weitgehende. Sie äußert sich ferner auch darin, daß während
er Reizbewegung, sowohl während der Einkrümmung, wie während
der Rückkrümmung, jederzeit durch Temperaturerhöhung ein neuer
Reiz ausgelöst wird; es findet also eine Reizgewöhnung gar nicht oder
nur allmählich statt, und tatsächlich kann man durch eine geeignete
Steigerung der Temperatur die Oeffnungsbewegung stundenlang
in Gang erhalten (Jost 1898). Ueber dieser Analogie darf man aber die
bestehenden Unterschiede nicht vergessen: Bei den Ranken setzt
die stärkste Beschleunigung des Wachstums immer auf der Ober-
seite ein, einerlei, ob die Temperatur zunimmt oder abnimmt; bei
den Blütenblättern dagegen wird die Oberseite bei Erwärmung,
die Unterseite bei Abkühlung konvex.

Nicht alle Blüten mit nyktitropischen Bewegungen reagieren so wie Tulipa und Crocus ausschließlich oder vorzugsweise auf Temperaturschwankungen; andere führen nur nach Lichtschwankungen, wieder andere nach Licht und Temperaturschwankungen ihre nyktitropischen Bewegungen aus. Unter den lichtempfindlichen nennen wir die Compositenköpfchen, bei denen eine Verdunkelung wie die Abkühlung bei Crocus, eine Erhellung wie die Erwärmung bei Crocus wirkt. In der Natur ist ja auch in der Regel die Zunahme des Lichtes mit einer Steigerung, seine Abnahme mit einer Verminderung der Temperatur verbunden. Soweit die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen zeigen, findet die Krümmung, die entweder im unteren röhrenförmigen oder im oberen flachen Teil der Krone erfolgt, mit derselben Mechanik statt, wie die thermonastischen Krümmungen. Verschiedene Schwierigkeiten, die einmal in der Art der Reizbewegungen, andrerseits auch darin liegen, daß noch nicht genügende Messungen in dieser Richtung ausgeführt worden sind, machen es uns unmöglich, zurzeit näher auf diese Fragen einzugehen.

Nyktitropische Wachstumsbewegungen finden sich ferner an einer großen Anzahl von Laubblättern bei Pflanzen der verschiedensten Familien; z. B. Alsineen, Compositen, Solaneen, Balsaminaceen etc. (Batalin 1873). Die in der Regel ungeteilten Blätter sind bei Tag ungefähr horizontal ausgebreitet und stellen am Abend durch eine Krümmung im Blattstiel oder an der Basis der Blattlamina ihre Fläche lotrecht. Dabei tritt entweder eine Senkung der Blätter am Abend ein (Impatiens, Polygonum convolvulus, Sida Napaea) oder eine Erhebung, die mit einem Anpressen an die Knospe verbunden ist (Chenopodium, Brassica, Polygonum aviculare, Stellaria, Linum). Daß die Ursache dieser Bewegungen im Lichtwechsel liegt, läßt sich für manche Blätter sehr leicht nachweisen; bei Impatiens z. B. kann man mitten am Tag durch eine Verdunkelung eine ganz beträchtliche Senkung erzielen. Genauere Studien werden aber gewiß auch noch bei diesen Laubblättern eine Empfindlichkeit für Wärmeschwankungen erweisen.

Ueber die Mechanik der Krümmung ergeben die Messungen von Pfeffer (1875) einigen Aufschluß, doch ist eine ausführlichere Unter-

---

solcher Temperaturen sich einstellen, die, wenn sie konstant die Pflanze treffen, jenseits des Wachtumsminimums und -Maximums liegen. Man vgl. Burgerstein (1902).

suchung derselben besonders nach der Arbeit Fittings über die Ranken durchaus nötig. Aus den Beobachtungen Pfeffers entnehmen wir folgende Daten:

		Impatiens noli tangere Länge einer ursprünglich 100 Teile langen Zone	
		Oberseite	Unterseite
$9^1/_2$ Vorm.	Licht	100	100
$12^1/_2$	Dunkel	100	100
$1^1/_2$	Dunkel	105	99,4
$3^1/_2$	Licht	105	102,8

Während also bei gleichmäßiger Beleuchtung am Vormittag im Laufe von drei Stunden kein Wachstum am Blatt zu beobachten war, nahm infolge einer plötzlichen Verdunkelung im Laufe einer Stunde die Oberseite um 5 Proz. zu, die Unterseite um $^1/_2$ Proz. ab; als darauf wieder beleuchtet wurde, nahm in weiteren 2 Stunden die Unterseite um fast 3 Proz. zu, während die Oberseite ihre Länge nicht änderte. Allein der Rückgang der Krümmung, der mit diesem stärkeren Wachstum der Unterseite verbunden ist, wäre auch ohne Beleuchtung eingetreten. Demnach scheint es, als ob hier auf einfache Verdunkelung eine Schwingung hin und eine zurück ausgeführt würde, deren jede mit einer ansehnlichen Wachstumsbeschleunigung verbunden ist. Die naheliegende Analogie mit den Ranken ist aber durch dieses Ergebnis keineswegs fest begründet, denn die Bewegungen eines Impatiensblattes sind komplizierter, als wir bisher wissen; wir werden bald Gelegenheit finden, darauf zurückzukommen. Dieselben Komplikationen ermöglichten es auch bisher noch nicht, die Frage zu entscheiden, ob die Wirkung einer Erhellung analog der einer Verdunkelung ist, oder nicht. Mit Rücksicht auf das Verhalten der Blüten zur Temperatursteigerung wird man in der Tat auch für die Lichtzunahme eine vorübergehende Wachstumssteigerung erwarten dürfen; einwandfrei nachgewiesen ist diese aber nicht.

Die bisher genannten nyktitropischen Laubblätter führen ihre Schwingungen nur solange aus, als sie wachsen. Die Amplitude der Bewegungen nimmt mit dem Alter des Blattes naturgemäß ab. Andere Blätter behalten die nyktitropischen Bewegungen auch im ausgewachsenen Zustande bei; wie zu erwarten, sind das die durch den Besitz von „Gelenken" ausgezeichneten. Die besondere Befähigung der Gelenke haben wir ja schon bei der Besprechung von Helio- und Geotropismus kennen gelernt. Nicht alle, aber doch die meisten gelenkführenden Blätter machen nyktitropische Bewegungen; so zahllose Leguminosen, viele Oxalideen und Marantaceen, einzelne Euphorbiaceen (Phyllanthus), Zygophylleen (Porliera), Hydropteriden (Marsilea) u. v. a. (Hansgirg 1893, S. 131). In den meisten Fällen ist bei der Ausführung der Bewegung nicht nur ein Gelenk, sondern deren mehrere tätig; bei einem doppelt gefiederten Blatt z. B. findet sich eines an der Basis des Blattstieles, je eines an den Basen der sekundären Blattstiele und wiederum je eines am Grunde der einzelnen Blättchen. Wenn diese alle zusammen wirken, so macht das Blatt eine komplizierte Bewegung durch. Bei Mimosa pudica z. B. bildet in Tagstellung der Hauptblattstiel mit dem Stengel nach aufwärts einen spitzen Winkel von etwa 60°; sekundäre Blattstiele sind zwei Paare vorhanden, von denen das basale ungefähr rechtwinklig vom Primärstiel abspreizt, während die beiden apikalen, nach vorne zusammenneigend etwa einen Winkel von 60° miteinander bilden; die

ıttchen ndlich stehen horizontal ausgebreitet und bilden in ihrer -sbreitu sebene Winkel von 90° mit den sekundären Blattstielen. nz an s sieht das Blatt in der Nachtstellung aus: Der Primär-ttstiel nat sich um 80—100° abwärts gesenkt. Die vier sekundären ele hab n sich vorwärts bewegt, so daß sie untereinander parallel u der V längerung des Hauptblattstieles stehen. Die Blättchen aben sich aufwärts bewegt und berühren sich paarweise mit ihren Oberseiten; sie haben aber gleichzeitig eine kleine Drehung erfahren und lden jetzt nach vorne einen spitzen Winkel mit dem Sekundärstiel; e basalen decken dabei die apikalen dachziegelartig. Ein ungefähres ild der Tag- und Nachtstellung gibt Fig. 159 in Vorl. 40. In den eisten Fällen treten nur die Bewegungen derjenigen Gelenke deut-cher hervor, die unmittelbar die Blättchen tragen; es können die lättchen dann bei Nacht nach oben gewendet werden, wie bei imosa, oder nach unten, wie bei vielen anderen Pflanzen. Ganz ähnlich wie bei der Mimose verhalten sich die Blättchen bei Acacia, bei Hippocrepis, auch bei Coronilla (Fig. 158, *III*); nur legen sie sich im letzteren Fall nach rückwärts anstatt nach vorwärts zusammen. Bei Trifolium wird das Endblättchen einfach gehoben, die Seitenblättchen heben sich und drehen sich dabei um 90°. — Eine einfache Abwärtskrümmung im Gelenk finden wir bei Robinia, Amicia, Phaseolus und bei Desmodium gyrans (Fig. 158, *I* u. *II*); bei Phyllanthus tritt zu der Krümmung noch eine Drehung hinzu, so daß sich in der Nachtstellung die Blättchen eines Paares mit den Oberseiten berühren. Bei all diesen Verschiedenheiten, die sich durch Anführung weiterer Beispiele (Hansgirg 1893) noch beträchtlich steigern ließen, bleibt den Nachtstellungen als gemeinsamer Zug die vertikale Lage der Blattfläche.

Fig. 158. *I* Desmodium gyrans in Tagstellung. *II* Dasselbe in Nachtstellung. *III* Coronilla rosea in Schlafstellung. Nach Darwin, Bewegungsvermögen 1881.

Daß Verdunklung die Ursache der Schlafstellung, Beleuchtung die der Tagstellung ist, läßt sich etwa mit Phaseolus oder Acacia lophanta leicht zeigen. Die Reaktionen treten freilich aus Gründen, die wir noch kennen lernen werden, nicht zu allen Tageszeiten gleich gut ein; wenn man aber eine Verdunklung am Nachmittag, eine Beleuchtung am Vormittag einwirken läßt, so wird man stets rasch

einen Erfolg erzielen. Unter allen Umständen pflegt auch hier auf jede Bewegung eine rückläufige Bewegung einzutreten. — Wie zu erwarten, fehlt den durch Gelenke beweglichen Blättern auch das Empfindungsvermögen für Temperaturänderungen nicht; es ist indes nicht überall leicht nachzuweisen. Wenn es aber wie bei Mimosa, Acacia lophantha und Phaseolus multiflorus gelingt, gut reagierende Blätter bei Ausschluß von Licht zu erziehen, so macht der Nachweis von Bewegungen nach Temperaturschwankungen keine Schwierigkeiten; es läßt sich vielmehr leicht zeigen (Jost 1898), daß eine Zunahme der Temperatur wie eine Zunahme der Beleuchtung, Abkühlung wie Verdunklung wirkt. Die Sache kompliziert sich jedoch dadurch, daß eine rasche Temperatursteigerung, bei der es vielleicht auch auf die absolute Höhe der Temperatur ankommt, ebenfalls zum „Schließen" der Blättchen führt. Es fragt sich nun, ob dieses Schließen durch rasche Erwärmung wirklich identisch mit dem Schließen durch Abkühlung oder Verdunklung ist, oder ob es nur äußerlich damit übereinstimmt. Daß das letztere der Fall sein dürfte, lehren uns Pflanzen wie Robinia und Phaseolus, die auf starke Erwärmung hin nicht der Schlafstellung sich nähern, sondern durch fortgesetzte Erhebung der Blättchen Stellungen gewinnen, die den in zu intensivem Licht auftretenden gleichen. Wir haben diese auf S. 575 bei Robinia speziell besprochen und als heliotropische Reaktion gedeutet; es soll aber hier nicht unerwähnt bleiben, daß manchmal diese „Profilstellung" bei Robinia im Freien nicht die Beziehungen zum Licht aufweist, die sie als heliotropische Reaktion haben müßte, so daß wir vermuten, die „Profilstellung" von Robinia sei vielleicht auch am Licht vielfach keine heliotropische Reaktion; sie dürfte vielmehr von der Lichtrichtung ganz unabhängig und nur die Folge einer zu hohen Temperatur oder einer zu hohen Lichtintensität sein. Auch bei vielen Blüten tritt ein Schließen durch zu starke Lichtintensität ein; wir verdanken Oltmanns (1895) den Nachweis, daß ein und dieselbe Blüte (z. B. von Lactuca), wenn sie durch Beleuchtung geöffnet wurde, nach einer gewissen Zeit sowohl durch Verdunklung wie durch Lichtsteigerung zum Schließen gebracht wird. — Der durch zu starke Intensität von Wärme oder Licht herbeigeführte Zustand ist auch unter dem Namen „Tageschlaf" bekannt.

Fragen wir nun nach den mechanischen Ursachen der nyktitropischen Bewegungen an Gelenken, so haben wir zunächst hervorzuheben, daß die Krümmung ohne jedes Wachstum erfolgt, denn nach Ausführung zweier entgegengesetzter Bewegungen hat das Gelenk sich absolut nicht verlängert (Pfeffer 1875). Wir haben es also hier nicht mit Nutationsbewegungen, sondern mit Variationsbewegungen zu tun. Es muß demnach das tatsächlich bestehende Expansionsbestreben der Konvexseite durch Aenderung des Turgors bewirkt sein. In jugendlichen Gelenken findet freilich auch Wachstum statt. Eine Verlängerung der einen Gelenkhälfte durch osmotische Wirkung könnte nun ebensogut durch Zunahme des Turgordruckes, wie durch Abnahme der Festigkeit der Zellwand zustande kommen. Sehen wir von der Veränderung der elastischen Eigenschaften der Membran ab, weil sie weniger wahrscheinlich ist, so könnte sich also eine Gelenkkrümmung einstellen: 1. wenn der Turgordruck in der konvex werdenden Hälfte des Polsters steigt; 2. wenn er auf der Konkavseite sinkt; 3. wenn beides zugleich stattfindet; 4. wenn in beiden Hälften des Gelenkes

eine gleichsinnige aber ungleich große Veränderung des Turgors eintritt. Man sollte nun glauben, mit Hilfe der plasmolytischen Untersuchung könne es nicht schwer fallen, zwischen diesen drei Möglichkeiten zu entscheiden. Allein die diesbezüglichen Studien Hilburgs (1881) konnten keine plasmolytischen Unterschiede zwischen verdunkelten und beleuchteten Gelenken nachweisen. Dies ist um so auffallender, als bei geotropisch gereizten Gelenken auf den antagonistischen Seiten tatsächlich Unterschiede in der Turgorgröße der Zellen plasmolytisch festgestellt wurden. Bleibt auch der Grund des Mißlingens der Untersuchung noch ganz unklar, so müssen wir trotzdem Turgordifferenzen als Ursache der nyktitropischen Bewegungen annehmen und müssen auf Umwegen über dieselben Näheres zu erfahren suchen. Als Hilfsmittel bieten sich uns die Bestimmung der Biegungsfestigkeit und Versuche mit operierten Gelenken.

Schon Brücke (1848) hat gezeigt, daß in den Gelenken nach Verdunklung die Biegungsfestigkeit gesteigert wird. Er benutzte zur Bestimmung der Biegungsfestigkeit einfach das statische Moment des Blattes und verfuhr z. B. für das Primärgelenk der Mimose folgendermaßen: Er neigte eine Pflanze vorsichtig solange, bis ein bestimmter Blattstiel horizontal stand, also bis das Blattgewicht den maximalen Druck auf das Primärgelenk ausübte; dann wurde der Winkel des Blattstieles mit dem Stamm gemessen (α). Nun wurde die Pflanze um etwa 180° gedreht, und wenn der Blattstiel wieder horizontal stand, abermals der Winkel (α') mit dem Stamm gemessen. Die Differenz dieser Winkel ($\alpha - \alpha'$) gibt nun ein Maß für die Biegungsfestigkeit des Gelenkes, denn mit der Zunahme der Festigkeit nimmt diese Differenz ab. Brücke fand in zwei Versuchen mit der Mimose diese Winkeldifferenz am Abend ebensogroß als am Morgen oder am Nachmittag, in zwei anderen Versuchen aber beträchtlich kleiner (12° statt 21° und 15° statt 27°). Pfeffer (1875) fand bei Phaseolus am Tageslicht 18—20°, im Dunkeln 9—10° und konstatierte auch bei vielen anderen Pflanzen eine abendliche Zunahme der Biegungsfestigkeit. Die Zunahme der Biegungsfestigkeit sagt uns nun aber weiter nichts aus, als daß die Spannung des Gelenkparenchyms gegen das zentrale Gefäßbündel zugenommen hat; wie sich die Zunahme der Spannung im Gelenk verteilt, ob alle Längslinien an derselben partizipieren, oder ob nur an einzelnen Stellen die osmotische Schwellung eingesetzt hat, das wissen wir nicht. Ja, es ist sogar möglich, daß die eine Seite eine Abnahme des Turgors erfahren hat, wenn nur die Zunahme auf der Gegenseite größer ist.

Läßt sich somit aus der Zunahme der Biegungsfestigkeit kein bestimmter Schluß auf die mechanische Ursache der Krümmung ziehen, so muß man versuchen, an Gelenkhälften, die von ihrem Gegenpart befreit worden sind, Aufschluß zu erhalten. Pfeffer entfernte zu dem Zweck an einem Primärblatt von Phaseolus die obere Hälfte des Gelenkes, an einem anderen die untere Hälfte, und er befestigte dann die Blätter an einem geeigneten Dynamometer, an dem die Druckwirkung des sich expandierenden Gelenkes abzulesen war. Das Resultat, zu dem diese Versuche führten, war ein sehr bemerkenswertes: es reagierten nämlich beide Gelenkhälften ganz gleich; auf Verdunklung fand Expansion, auf Erhellung Kontraktion in jeder Gelenkhälfte statt. Die Bewegungen, die ein Blatt mit nur einer Gelenkhälfte ausführt, fallen demgemäß der Rich-

tung nach gerade entgegengesetzt aus, je nachdem die obere oder untere Hälfte des Gelenkes erhalten ist. Ein Blatt mit oberer Gelenkhälfte wird sich bei Verdunklung senken, bei Erhellung heben; ein Blatt mit unterer Gelenkhälfte muß sich im Dunkeln heben, an Licht senken. Wenn also bei Verdunklung beide Gelenkhälften an Turgor zunehmen, so trifft die vierte der oben angeführten Möglichkeiten zu, und eine Krümmung ist überhaupt nur dann möglich, wenn die osmotische Schwellung auf der Konvexseite stärker ist oder schneller ihren maximalen Wert erreicht, als die auf der Konkavseite. Dies nimmt denn auch Pfeffer in der Tat an, und er läßt demnach eine nyktitropische Krümmung durch gleichsinnige, aber ungleich schnell verlaufende Veränderung in beiden Gelenkhälften zustande kommen; mit der allmählichen Zunahme der Schwellung auf der Konkavseite ist dann die Ursache für die Rückkrümmung gegeben, die ja, wie bemerkt, stets eintritt.

Diese Auffassung kann aber nicht als direkt erwiesen gelten, denn das Resultat Pfeffers an operierten Gelenkhälften hat keineswegs immer bestätigt werden können. Vielmehr zeigte sich bei einigen Versuchen (Schwendener 1898, Jost 1898) auch ein Verhalten der Gelenkhälften, das dem von Pfeffer beobachteten ganz entgegengesetzt war; auf Verdunklung expandierte sich z. B. die obere Gelenkhälfte, während die untere sich kontrahierte. Das würde also dafür sprechen, daß das Expansionsstreben in beiden Gelenkhälften durch die Veränderung der Helligkeit in gerade entgegengesetztem Sinne beeinflußt wird. Dann wäre die Rückkrümmung keine unmittelbare Folge des äußeren Reizes, wie in der Theorie Pfeffers, sondern sie wäre wie bei den Ranken und bei den nyktitropischen Wachstumsbewegungen erst eine Folge der Reaktion, sie käme durch Autotropismus zustande.

Wir müssen uns hier damit begnügen, zu konstatieren, daß eine allseits befriedigende Theorie der nyktitropischen Gelenkbewegungen noch aussteht. Sie wird erst auf Grund eines umfangreichen neuen experimentellen Materiales möglich werden. Aus Gründen, die wir erst später begreifen können, wird es vor allen Dingen darauf ankommen, die nyktitropischen Bewegungen an solchen Blättern zu studieren, die zuvor in vollkommen konstanten Außenbedingungen, also vor allem ohne Licht- und Temperaturschwankungen, kultiviert worden sind. Dann wird zu untersuchen sein, ob die doch recht tief eingreifende Exstirpation einer Gelenkhälfte wirklich die Reaktion der anderen Hälfte in ihrer ursprünglichen Form beläßt, oder ob sie dieselbe korrelativ beeinflußt. Weiter wird doch auch noch festzustellen sein, ob die Membranen in ihrer Elastizität ganz unverändert bleiben, und ob demnach die Expansionsveränderungen nur durch die Aenderung des osmotischen Druckes bewerkstelligt werden. Selbst die Zunahme der Biegungsfestigkeit des Gesamtgelenkes am Abend ist noch nicht über alle Zweifel erhaben; Schwendener (1897) hat sie neuerdings nicht finden können und auch in Brückes Versuchen trat sie nicht immer hervor (vgl. S. 624).

Sollten fernere Untersuchungen wirklich feststellen, daß die Aenderungen der Biegungsfestigkeit des Gelenkes entweder überhaupt nicht regelmäßig eintreten oder doch nicht die Wichtigkeit beanspruchen, die man ihnen jetzt zuschreibt, so wäre auch die Trennung der eigentlichen nyktitropischen Bewegungen vom sog. Tages-

schlaf nicht durchzuführen. Bei Oxalis hat Pfeffer (1875) gefunden, daß die Tagesschlafstellung in der direkten Sonne mit einer Abnahme der Biegungsfestigkeit der Gelenke Hand in Hand geht; diese Abnahme der Festigkeit soll durch Erschlaffung beider Gelenkhälften, jedoch stärkere Erschlaffung der konkav werdenden Hälfte zustande kommen. Ob diese Erschlaffung allgemein beim Tagesschlaf eintritt und ob ihr eine wesentliche Bedeutung dabei zu kommt, das müssen weitere Untersuchungen zeigen. Es wird zugleich Aufgabe derselben sein müssen, den Tagesschlaf schärfer, als das jetzt möglich ist, von der heliotropischen Profilstellung zu unterscheiden. Es ist ja durchaus nicht ausgeschlossen, daß manche Profilstellungen auch durch Kombination von Helio- und Nyktitropismus bedingt sind.

Wenn wir somit eine Kombination von heliotropischen und nyktitropischen Bewegungen für möglich halten, so müssen wir naturgemäß auch an einen Einfluß des Geotropismus auf die Schlafbewegungen denken. In der Tat, wenn wir uns überlegen, daß ein Blatt mit der Ausführung der Schlafbewegung in eine ganz andere Lage zur Schwere kommt, so liegt doch die Frage nahe genug, ob nicht die Schwerkraft bestrebt sei, es in die alte Lage zurückzubringen. Indes ist ein derartiger Einfluß der Schwerkraft bisher nicht nachgewiesen worden; wohl aber ein anderer. Schon Pfeffer (1875) fand an einer invers aufgestellten Bohne die Schlafbewegungen in Beziehung auf die Pflanze in ihrer Richtung umgekehrt, also in Beziehung auf die Schwerkraft gleich geblieben. Fischer (1890) zeigte dann, daß auf dem Klinostaten die nyktitropischen Bewegungen der Bohne ganz ausbleiben. Daraus könnte man wohl schließen, daß es sich in diesem Falle gar nicht um nyktitropische, sondern um geotropische Bewegungen handelt, daß die Pflanze infolge einer Verdunklung anders geotropisch reagiert als zuvor. Aehnliche Veränderungen der geotropischen Ruhelage sahen wir ja auch z. B. bei den Wurzeln und Rhizomen durch Beleuchtung eintreten. Aber nicht alle Pflanzen verhalten sich gleich. Während Lupinus albus im wesentlichen mit Phaseolus übereinstimmt, fand Fischer bei Amicia, Desmodium, Acacia, Mimosa u. v. a. selbst nach 12tägiger Rotation am Klinostaten die nyktitropischen Bewegungen in ihrer ursprünglichen Richtung völlig erhalten. Wir müssen daraus schließen, daß es zwei Typen von Pflanzen gibt, die man mit Fischer als autonyktitropische und geonyktitropische unterscheiden kann. Wir beschränken uns auf die Mitteilung dieses Tatbestandes, möchten aber doch wenigstens erwähnen, daß die Fischerschen Versuche nicht so eindeutig sind, als man auf den ersten Blick glauben möchte. Noll (1892) hat auf die Möglichkeit hingewiesen, daß dorsiventrale Organe auf dem Klinostaten geotropisch gereizt werden, Schwendener (1892) hat gezeigt, daß Phaseolus wenigstens in den ersten Tagen der Rotation seine Empfindlichkeit gegen Beleuchtungswechsel beibehält. So müssen weitere Studien erst Klarheit auf diesem Gebiet schaffen.

Nicht alle, aber doch sehr viele Pflanzenorgane, die nyktitropische Bewegungen ausführen, machen nun aber der Aufhellung der Mechanik des Krümmungsvorganges aus einem ganz eigenartigen Grunde Schwierigkeiten; ihre nyktitropischen Bewegungen dauern nämlich fort, wenn deren Ursache, der Lichtwechsel, aufhört. (Periodische Bewegungen.) Sehr deutlich sieht man das etwa an einer Mimose oder Acacia lophantha,

die man bei konstanter Temperatur im Dunkeln läßt. Sie öffnet tagelang am Morgen ihre Blättchen und schließt sie am Abend ungefähr zur gleichen Zeit, wie die am Lichtwechsel befindlichen Pflanzen. Erst allmählich hören diese Nachwirkungsbewegungen auf, denn es machen sich in einem dauernd verdunkelten Blatt Störungen geltend, die zuerst zu einer Aufhebung der Beweglichkeit, zur sog. Dunkelstarre (Sachs 1863), endlich sogar zum Tod führen. Der Lichtmangel verursacht aber diesen Starrezustand nur indirekt; man kann auch bei voller Beleuchtung die Blätter von Mimosa unbeweglich machen, wenn man ihnen nur die Kohlensäure entzieht (Voechting 1891). Andrerseits können Blätter, die im Dunkeln erzogen worden sind, viel länger ohne Licht leben und sich bewegen, als solche, die am Licht heranwuchsen. Es bedingt also offenbar jede Funktionsstörung des Chlorophylls Schädigungen im Blatt, die zur Starre führen.

Nachwirkungsbewegungen, wie wir sie eben geschildert haben, treten uns auch an solchen Blättern entgegen, die ihre nyktitropischen Bewegungen durch Wachstum ausführen; so an den Blättern von Nicotiana und manchen Blüten. Es fehlt aber andrerseits auch nicht an solchen Blättern, die entweder im Dunkeln nach kurzer Zeit bewegungslos werden (auch wenn sie noch bewegungsfähig sind), z. B. Tulpe, Robinia Pseudacacia, oder die im Dunkeln ganz unregelmäßige Bewegungen ausführen, die keinerlei Beziehung zu den am Lichtwechsel erfolgenden aufweisen. Diese letzteren, die sog. autonomen Bewegungen werden uns in Vorlesung 41 noch beschäftigen.

Die periodisch erfolgenden Nachwirkungsbewegungen sind aber in mehrfacher Hinsicht von größtem Interesse. Zunächst machen sie uns klar, daß unsere bisherigen Studien über die einfachen nyktitropischen Bewegungen an einem sehr großen Mangel leiden. Wir können im Einzelfall nicht unterscheiden, was direkte Folge des einmaligen Reizes, was Nachwirkung ist. Wenn sich auf Verdunklung am Abend die Schlafstellung schneller einstellt, als am Morgen, so begreifen wir das als eine Folge der Nachwirkung, und wenn auf eine Verdunklung am Morgen der Schlafbewegung nach kurzer Zeit eine Oeffnungsbewegung folgt, so dürfen wir diese rückgängige Bewegung keineswegs als Autotropismus auffassen, sondern müssen sie ebenfalls als durch Nachwirkung bedingt betrachten. Eben weil nun in der Natur sehr häufig Nachwirkungen mit im Spiele sind, haben wir oben die Forderung erhoben, die nyktitropischen Bewegungen seien an solchen Pflanzen zu studieren, die unter ganz konstanten Außenbedingungen erzogen sind. Diese Forderung konnte bisher nicht realisiert werden. Dagegen ist von mehreren Forschern, zuletzt und am eingehendsten von Pfeffer gezeigt worden, daß bei gewissen Pflanzen, nämlich bei solchen, die keine autonomen Bewegungen ausführen, durch kontinuierliche Beleuchtung die Nachwirkungsbewegungen allmählich ganz aufgehoben werden können. So sah Pfeffer (1875), sowohl bei Acacia lophantha wie bei Impatiens in beständiger Beleuchtung die periodischen Bewegungen immer schwächer werden, bis schließlich eine andauernde Tagstellung erreicht war. Am Gelingen dieses Versuches war von vornherein kaum zu zweifeln, da uns Schübler (1873) schon berichtet hat, daß im hohen Norden Norwegens die periodischen Bewegungen im Hochsommer für längere Zeit verschwinden, um erst mit dem Wiederbeginn von

Nächten zurückzukehren. Einer Aufhebung der periodischen Bewegungen durch andauernde Verdunklung stehen größere Schwierigkeiten entgegen, die z. T. S. 627 erwähnt wurden. Ob Blätter, die in völliger Finsternis normal werden (Jost 1895), bei ganz konstanten Außenbedingungen dauernd eine „Nachtstellung" einnehmen, ist noch unbekannt. Die große Mehrzahl der Blätter hat aber im Dunkeln eine abnorme Ruhelage, weil entweder ihre Oberseite oder ihre Unterseite ein verstärktes Wachstum (Epinastie, Hyponastie) aufweist (Vines 1889).

Die Aufhebung der periodischen Bewegungen ist nun schon deshalb von Interesse, weil sie zeigt, daß diese Bewegungen nicht etwa eine vererbte Eigentümlichkeit der Pflanze sind, was man ja nach dem Fortdauern im Dunkeln zunächst hätte glauben können. Zu dem gleichen Resultat führen auch andere Versuche: man kann durch Beleuchtung während der Nacht und Verdunklung bei Tag die Periode der Bewegungen um 12 Stunden verschieben. Die periodischen Bewegungen sind also nicht ein für allemal gegeben, sondern sie *entstehen* offenbar im Laufe der Entwicklung einer Pflanze *allmählich*. Zum Studium der Frage, *wie sie* entstehen, müssen wir uns heute ausschließlich an die Pflanzen halten, die in kontinuierlicher Beleuchtung die periodischen Bewegungen *eingebüßt* haben, da bis jetzt keine Blätter unter solchen Bedingungen *erzogen* worden sind, daß sie von *vornherein* derartige Bewegungen nicht besaßen. Nach Verlust der periodischen Bewegungen sind diese Blätter nun keineswegs etwa starr. In einem Versuch Pfeffers (1875) schloß eine Acacia lophantha, sofort nachdem sie verdunkelt worden war, ihre Blättchen; aber schon nach einigen Stunden begann eine erneute Oeffnungsbewegung: in weniger als 12 Stunden waren die Blättchen wieder fast völlig ausgebreitet. Bei andauernder Verdunklung machten sie dann an den beiden folgenden Tagen noch zwei Schwingungen, deren Wendepunkte um 18—24 Stunden auseinanderlagen. Pfeffer schließt aus diesem und aus ähnlichen Versuchen, daß ein einzelner nyktitropischer Reiz nicht nur zu einer Krümmung und der Gegenkrümmung, sondern zu einer ganzen *Reihe von Schwingungen* führe. Wenn das richtig ist, dann wird die periodische Bewegung in der Weise zustande kommen, daß *der Einzelreiz sich mit der Nachwirkung* kombiniert. Das wird aber nur dann möglich sein, wenn die Nachwirkungsschwingungen ungefähr in demselben Tempo verlaufen, in dem der Reiz in der Natur die Pflanze trifft; d. h. die Zeitdauer zwischen Oeffnen und Schließen muß etwa 12 Stunden betragen. In dem angeführten Versuch mit Acacia war also am ersten Tag die Schwingung eine zu schnelle, am folgenden eine zu langsame. Wenn aber Nachwirkung und Neuanstoß zeitlich nicht zusammentreffen, dann kann eine so starke Festigung der Nachwirkung, wie sie sich im Dunkeln bei Mimosa zu erkennen gibt, nicht zustande kommen. Zur Aufklärung dieses Widerspruches scheinen uns zwei Möglichkeiten vorzuliegen. Entweder die regelmäßige und lang andauernde periodische Bewegung im Dunkeln ist überhaupt keine Nachwirkung, sondern wenigstens zum Teil eine Folge kleiner *Temperaturschwankungen*, die jedenfalls in vielen bisherigen Versuchen nicht genügend ausgeschlossen waren. Oder aber in Pfeffers Versuchen mit am Licht bewegungslos gewordenen Pflanzen waren die nach einmaliger Verdunklung beobachteten *Schwingungen* gar nicht die

Folge dieses einmaligen Reizes, sondern sie traten auf als Nachwirkung der früheren Tagesperiode, die noch nicht ganz erloschen war, sondern nur am Licht verborgen blieb und an Regelmäßigkeit verloren hatte. Auffallend wäre es ja jedenfalls, daß eine einmalige Verdunklung gleich die ganze mögliche Bewegungsamplitude auslöst, während bei bewegungslos gewordenen Pflanzen von Siegesbeckia erst im Laufe von 5 Tagen durch stets neue Impulse die größte Senkung erzielt werden konnte.

Weil man solche Einwände gegen Pfeffers Argumentation machen kann, müssen wir Versuche an Pflanzen fordern, die noch nie periodische Bewegungen ausgeführt haben. Sie werden, daran zweifeln wir nicht, zu dem Ergebnis führen, das Pfeffer schon ausgesprochen hat: periodische Bewegungen kommen durch Summierung von Einzelreiz und Nachwirkung zustande, der Einzelreiz muß also zu mehreren Schwingungen führen, die mit abnehmender Amplitude ausgeführt werden dürften. Diese Schwingungen nach dem Einzelreiz erfordern aber ein eingehendes Studium; sie müssen vor allen Dingen exakt konstatiert sein[1]), und es muß dann auch gezeigt werden, inwieweit die Schwingungsperiode von der Reizdauer abhängt. Es wäre ja möglich, daß man Bewegungen mit 6stündiger oder noch kürzerer Periode herstellen könnte, es ist aber auch nicht ganz ausgeschlossen, daß die Schwingungsdauer in den Nachwirkungsbewegungen so kurze Perioden unmöglich macht.

Jedenfalls sind noch manche Komplikationen bei der Erklärung der periodischen Bewegung zu erwarten. Man braucht nur z. B. an die Blüten zu denken. Da haben wir zunächst solche wie die Tulpe. Auf eine Erwärmung ist bisher nur eine einzige Oeffnungs- und Schließungsbewegung zu konstatieren gewesen; periodische Bewegungen kennt man an der Tulpe überhaupt nicht. Sind sie möglich, so wird man sie vielleicht am ehesten erhalten, wenn man etwa alle Stunden mit Erwärmung und Abkühlung abwechselt. Vielleicht fehlen sie aber ganz. In anderen Blüten sind sie in ausgesprochener Weise vorhanden. Oltmanns' (1895) Beobachtungen weisen auf manche Punkte hin, die bisher noch wenig aufgeklärt sind: er findet, daß Bellis perennis sich erst nach 48 Stunden im Dunkeln öffnet, während dazu bei Tragopogon schon 8—12 Stunden genügen. Er faßt freilich diese Oeffnungsbewegungen nicht als nachwirkende Schwingungen einer früheren Periodizität auf, sondern er schreibt der Verdunklung selbst die Rolle eines Oeffnungsreizes zu, der besonders stark bei den Nachtblühern wirksam sein soll. Eine Diskussion dieser und anderer Resultate von Oltmanns würde uns zu weit führen. Wir möchten nur hervorheben, daß alle diese Bewegungen noch nicht mit den genügenden experimentellen Mitteln studiert sind, und daß es sich, ehe man an die Aufklärung der Periodizität gehen kann, darum handelt, festzustellen, welche Rolle Dauer und Intensität des Lichtes und der Wärme beim einzelnen Reiz spielen. — Daß die Herleitung der periodischen Bewegungen aus der Summierung der Einzelanstöße von Beleuchtung und Verdunklung nebst ihren Nachwirkungen nicht so ganz einfach ist, das lehrt auch das Verhalten des Hauptblattstieles der Mimose. Auf eine einzelne Verdunklung hebt sich derselbe, wie

[1]) Schwendener (1897, 1898) hat sie bezweifelt; ebenso haben sie Jost (1898) und Pantanelli (1900) bei Robinia vermißt.

neuerdings noch durch SCHWENDENER (1897) bestätigt wurde; bei den periodischen Bewegungen aber *senkt* er sich am Abend. Dieser Widerspruch war PFEFFER seinerzeit natürlich nicht entgangen, und er hatte versucht, denselben zu lösen. Er nahm an, die Senkung käme durch die beträchtliche Vermehrung des statischen Momentes zustande, die mit der oben beschriebenen Vorwärtsbewegung der Sekundärstiele notwendig verbunden sein muß, und er fand seine Vermutung durch den Versuch bestätigt: als die Bewegungen der Sekundärstiele mechanisch unmöglich gemacht waren, blieb die abendliche Senkung allmählich aus und kehrte erst wieder, nachdem den Sekundärstielen Bewegungsfreiheit gegeben war. Trotz dieses eleganten Versuches haben wir einige Bedenken an der Richtigkeit der Erklärung. In der Natur erfolgt die Hebung des Blattstieles während der Nacht, und sie beträgt während 6—8 Stunden etwa 40—80°. Nun hat aber SCHILLING (1895) die Kompressionen des Gelenkes und die Senkungen des Blattstieles, die er bei einer viel weiter gehenden Vermehrung des statischen Momentes durch angehängte Gewichte beobachtete, schon nach 10—15 *Minuten* zurückgehen sehen; es wäre also nicht einzusehen, warum die Pflanze viele *Stunden* braucht, um die abendliche Senkung auszugleichen, wenn diese nur rein mechanisch zustande kommt. Weitere Bedenken gegen PFEFFERS Erklärung hat SCHWENDENER (1897) vorgebracht, und so möchten wir in der Senkung und Hebung des Blattstieles bei Mimosa eine noch nicht aufgeklärte Erscheinung der periodischen Bewegung erblicken, die vielleicht auch besonderen biologischen Zwecken dient.

Auf eine Besprechung der Mechanik der periodischen Bewegungen können wir nicht eingehen. Wir heben nur hervor, daß nach PFEFFER bei Nutationsbewegungen, wie bei Variationsbewegungen die antagonistischen Seiten bei der *Nachwirkung* sich in *entgegengesetzter* Weise ändern. Dies tritt bei Gelenken besonders deutlich hervor, weil hier durch die Expansion der Konvexseite und *gleichzeitige* Verkürzung der Konkavseite *die Biegungsfestigkeit des ganzen Gelenkes unverändert bleibt*.

Zum Schlusse fragen wir noch nach der biologischen Bedeutung der nyktitropischen Bewegungen; daß dieselben nichts mit dem „*Schlaf*" der Tiere zu tun haben, bedarf keines Beweises. Man wird Laubblätter und Blütenblätter getrennt zu betrachten haben. Wesentlich ist bei den Laubblättern offenbar die *vertikale Lage*, in die sie am Abend übergeführt werden; weniger wichtig ist offenbar, ob sie sich nach oben oder nach unten krümmen. Es frägt sich also, was für einen Vorteil kann die nächtliche Vertikalstellung bringen? Schon DARWIN (1881) hat darauf hingewiesen, daß das Blatt in der Vertikallage ungleich weniger Wärme durch Ausstrahlung während der Nacht verliert, als in horizontaler Lage. Allein diese Abkühlung als solche könnte nur in an sich schon kühlen Nächten das Blatt schädigen, und gerade bei niedriger Temperatur bleiben die nyktitropischen Bewegungen aus. Sie treten dagegen in warmen Sommernächten auf, und sie fehlen vor allen Dingen nicht in den Tropen, wo von einer Beschädigung durch Abkühlung keine Rede sein kann. Es hat daher STAHL (1897) den Nutzen der Nachtstellung in dem Ausbleiben der *Betauung* gesucht, und er hat diese Auffassung, soweit irgend möglich, experimentell gestützt; den Schaden einer Betauung aber erblickt er in der Verhinderung der Transpiration, solange die Blätter benetzt sind.

Ueber die biologische Bedeutung der nyktitropischen Bewegungen bei den Blüten ist noch wenig Zuverlässiges bekannt. Schwerlich dürfte es sich hier etwa um Transpirationssteigerung handeln wie bei den Laubblättern. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommen bei verschiedenen Blütenkategorien ganz verschiedene Momente in Betracht. Bei den vorzugsweise auf Wärme reagierenden Frühjahrspflanzen wird man wohl beim Schließen an Wärmeschutz denken können. Die Abendblüher zeigen eine offenbare Anpassung an die sie besuchenden Bestäubungsvermittler; die am Tage fliegenden Insekten sind von solchen Blumen ganz ausgeschlossen. Bei anderen Typen mögen auch noch ganz unbekannte Vorteile durch das Oeffnen und Schließen erreicht werden.

Literatur zu Vorlesung 39.

Batalin. 1873. Flora **56**, 450.
Brücke. 1848. Archiv f. Anat. u. Physiol. Ostwalds Klassiker No. 95.
Burgerstein. 1902. Bewegungsersch. d. Perigonblätter von Tulipa u. Crocus (Jahresbericht Erzherzog Rainer Gymnasium Wien).
Darwin. 1881. Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen (Carus). Stuttgart.
Fischer, Alfr. 1890. Bot. Ztg. **48**, 673.
Fitting. 1903. Jahrb. wiss. Bot. **38**, 545.
Hansgirg. 1893. Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag.
Hilburg. 1881. Unters. bot. Instit. Tübingen **1**, 23.
Jost. 1895. Jahrb. wiss. Bot. **27**, 403.
— 1898. Jahrb. wiss. Bot. **31**, 345.
Noll. 1892. Heterogene Induktion. Leipzig.
Oltmanns. 1895. Bot. Ztg. **53**, 31.
Pantanelli. 1900. Atti soc. dei Naturalisti. Modena IV, **2**.
Pfeffer. 1873. Physiologische Untersuchungen. Leipzig.
— 1875. Periodische Bewegungen. Leipzig.
Sachs. 1863. Flora **46**, 449.
Schilling. 1895. Einfl. von Bewegungshemmungen auf Arbeitsleistung. Jena.
Schwendener. 1897. Sitzungsber. Berliner Akad. 228.
— 1898. Sitzungsber. Berliner Akad. 176.
Schwendener u. Krabbe. 1892. Abh. Berl. Akad.
Schübler. 1873. Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania.
Stahl. 1897. Bot. Ztg. **55**, 71.
Vines. 1889. Annals of Bot. **3**.
Voechting. 1888. Bot. Ztg. **46**, 501.
— 1891. Bot. Ztg. **49**, 113.

Vorlesung 40.

Bewegungen nach Stoßreiz.

Wir haben in der letzten Vorlesung bei Behandlung der nyktitropischen Bewegungen sehr häufig die Mimose erwähnt, haben jedoch verschwiegen, daß diese Pflanze nicht nur für Licht- und Temperaturwechsel sensibel ist. Tatsächlich aber wird jedem, der sich mit der Mimose beschäftigt, eine andere Reizbarkeit viel mehr in die Augen fallen, als gerade der Nyktitropismus. Es genügt nämlich, ein Blatt leicht zu erschüttern, um sofort eine sehr charakteristische Stellungsänderung an ihm zu veranlassen. Die erzielte neue Ruhelage stimmt habituell ganz mit der Schlafstellung überein, denn der primäre Blattstiel senkt sich tief, die sekundären stellen

nach vorne ungefähr in die Verlängerung des primären Blatt-
ls, ur ie Blättchen legen sich paarweise mit den Oberseiten zu-
nme em sie sich gleichzeitig schief nach vorne drehen. Trotz
ehnlichkeit kommt diese Reizstellung durch ganz andere
nde als die Schlafstellung. Sie unterscheidet sich ferner
von ch die außerordentlich große Geschwindigkeit, mit der
e si lzieht; wenige Sekunden genügen zu ihrer Ausführung

Fig. 159. Mimosa pudica. Links in Tagstellung (ungereizt). Rechts durch Erschütterung gereizt. Verkleinert. Aus „Bonner Lehrbuch".

So kommt es, daß die Bewegung der Mimose wohl die am längsten bekannte pflanzliche Reizbewegung ist, die man — nur wegen ihrer Plötzlichkeit — von jeher den Reizbewegungen der Tiere an die Seite gestellt hat, und die man auch in den Zeiten, in welchen der Mangel der Reizbarkeit bei den Pflanzen als Unterschied gegenüber den Tieren galt, stets als wirkliche Reizbewegung gelten ließ. In der Geschichte der Reizphysiologie der Pflanzen hat diese Bewegung der „Sinnpflanze" neben dem Geotropismus die größte Rolle gespielt.

Abgesehen vom Habitus können wir die in Rede stehende Reizbewegung der Mimose, die sich in ähnlicher Weise auch noch bei anderen Pflanzen vorfindet, mit der nyktitropischen Bewegung insofern vergleichen, als es sich auch hier um das Einnehmen einer neuen Gleichgewichtslage nach dem Reiz handelt, die aber keine dauernde ist; nach kurzer Zeit finden wir das gereizte Mimosenblatt wieder in seiner normalen Tagstellung, und es gelangt in diese ohne weitere äußere Reize, gerade wie ja auch ein verdunkeltes Blatt von selbst wieder in die Tagstellung zurückkehrt. Und so wie die Tagstellung auch in fortdauernder Dunkelheit wieder gelangt in werden kann, so kann auch bei fortgesetzten schnellen kleinen Stößen ein Mimosenblatt die Normalstellung wieder einnehmen. In anderer Beziehung bestehen aber tiefgreifende Unterschiede zwischen der Reizbewegung nach Lichtwechsel und der nach Stoß. Schon erwähnt sind die verschiedene Geschwindigkeit und die Differenz in der Mechanik der Bewegung; auf beide kommen wir bald ausführlich

zurück. Ein weiterer Unterschied liegt darin, daß die Stoßreize in der Natur die Pflanze nicht periodisch treffen, und daß irgend welche Nachwirkungen derselben bisher nicht bekannt, geworden sind. Es würden also aller Wahrscheinlichkeit nach, selbst wenn man den Stoßreiz längere Zeit hindurch in regelmäßigen Intervallen eintreten ließe, nach dem Aufhören des Reizes die Schwingungen nicht fortgesetzt werden. Ferner unterscheiden sich die Bewegungen, von denen wir heute handeln, vom Nyktitropismus noch durch ihre Bedeutung für die Pflanze, und im Zusammenhang damit auch durch die Reizauslösung; endlich durch ihre Verbreitung. Als auslösender Reiz kommt nicht nur ein Stoß in Betracht, sondern überhaupt mechanische und chemische Einwirkung von Körpern, und die biologische Bedeutung der Stoßreizbewegung ist bei verschiedenen Pflanzen augenfällig eine total verschiedene. Bei den Laubblättern, wie bei der Mimose, gilt die Bewegung für eine Schreckbewegung; sie soll Tiere, welche die Pflanze schädigen könnten, verscheuchen. Ist nun eine derartige biologische Erklärung wohl überhaupt nie exakt zu beweisen, so trifft sie im vorliegenden Spezialfall noch auf eine besondere Schwierigkeit. Nur wenn die Bewegung schnell vor sich geht, kann sie einen Eindruck auf das störende Tier machen; größere Tiere werden durch den veränderten Anblick erschreckt, kleinere sollen durch die Bewegung des Blattes weggeschleudert werden. Aber bei der großen Mehrzahl der auf Stoßreiz reagierenden Blätter erfolgen die Bewegungen auch nach kräftiger Erschütterung nur sehr langsam. — Viel klarer ist das Ziel der Bewegungen, die sich an Staubgefäßen und Narben vollziehen: hier lassen sich fast stets deutliche Beziehungen zur Bestäubung der Blüte feststellen.

Wir betrachten nun die Mimose etwas näher. Wie gesagt treten bei der Reizbewegung Einkrümmungen in allen drei Gelenken auf. Zum Studium der Veränderungen, die dabei vorgehen, werden wir uns naturgemäß an das größte Gelenk halten, das an der Basis des primären Blattstieles sitzt. Eine Einkrümmung an diesem erfolgt nicht nur wenn die ganze Pflanze erschüttert wird; ein kleiner Stoß an das Gelenk selbst führt zu demselben Effekt. Und da läßt sich dann leicht zeigen, daß nur die untere Gelenkpolsterhälfte sensibel ist. Bei ihr hat selbst eine leichte Berührung mit einem Hölzchen etc. sofort die Auslösung der Reizbewegung zur Folge, während man an die obere Gelenkhälfte viel stärker stoßen kann, ohne daß eine Reaktion eintritt. Wenn auch hier schließlich durch starke Stöße ein Erfolg erzielt wird, so liegt das nur daran, daß sich die Erschütterung in die untere Polsterhälfte fortpflanzt. Gewißheit hierüber erhält man durch operative Eingriffe, wie sie zuerst 1790 von Lindsay [1]) ausgeführt worden sind. Nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte bleibt das Blatt zur Ausführung einer Reizbewegung befähigt, nach Abtragung der unteren Hälfte aber ist es starr.

Die näheren Umstände der Einkrümmung sind durch die Untersuchung der Biegungsfestigkeit und die Feststellung der Volumänderung in beiden Gelenkhälften aufgehellt worden. Während bei der Nachtstellung die Biegungsfestigkeit zunimmt, nimmt sie nach Stoßreiz sehr beträchtlich ab. Brücke (1848) fand die Winkeldifferenz $(\alpha - \alpha_1)$ in den beiden Lagen (vgl. S. 624) nach Stoßreiz 2—3fach so groß,

[1]) Die ältere Literatur über die Mimose ist bei Pfeffer (1873a) zitiert.

als im ungereizten Zustand und konstatierte damit den fundamentalen Unterschied zwischen der habituell so ähnlichen Schlaf- und „Reiz"-stellung der Mimose. Die genaue Untersuchung der Volumänderungen im Gelenk verdanken wir PFEFFER (1873a). Er stellte durch mikroskopische Messungen fest, daß die obere Hälfte des Gelenkes während der Einkrümmung ganz unbedeutend an Volum zunimmt, die untere aber beträchtlich abnimmt. Da auch nach vorsichtiger Entfernung der Epidermis die Reizbewegung im gleichen Sinne verläuft, und da das zentral gelegene Gefäßbündel wegen seiner Starrheit ganz außer Betracht bleibt, so kann die beobachtete Volumverminderung nur durch Kontraktion des Parenchyms auf der Unterseite zustande kommen. Mit dieser Kontraktion ist eine Erschlaffung der Polsterhälfte verbunden, die sich direkt messen läßt, wenn man durch Gewichtswirkung eine angestrebte Senkung des Blattes verhindert. In neun Versuchen mußte PFEFFER hierzu Drucke anwenden, die zwischen $2^1/_2$ und 5 Atmosphären schwanken. Um diese Größe sinkt also das Expansionsvermögen der Polsterunterseite, während auf der Oberseite wahrscheinlich gar keine Veränderung eintritt.

Woher nun diese Abnahme der Expansionskraft auf der Unterseite des Gelenkes rührt, das läßt sich ohne weiteres nicht sagen. Zur weiteren Aufklärung der Frage waren Versuche an abgeschnittenen Blättern wichtig. Diese sind unmittelbar nach dem Abschneiden starr; werden sie aber in einem sehr dunstgesättigten Raum gehalten, so gewinnen sie nach einiger Zeit ihre Reizbarkeit wieder und das Primärgelenk weist nach Berührung eine Einkrümmung auf, die bis zu einem Radius von 5 mm gehen kann. (Normale Gelenke zeigen eventuell nur noch 3—4 mm Radius!) Bei der Reizung des abgeschnittenen Blattes sieht man nun eine gewisse Menge von Flüssigkeit aus der Schnittfläche hervortreten, die mit dem allmählichen Ausgleich der Krümmung wieder eingesogen wird, wenn ihre Verdunstung verhindert war. Diese Flüssigkeit tritt aus dem Parenchym der reizbaren Polsterhälfte aus, und nur bei starken Reizen sieht man sie auch oben (in geringerer Menge und später) erscheinen. Es kann keinem Zweifel mehr unterliegen, daß diese Flüssigkeit von den reizbaren Zellen der Unterseite ausgeschieden wird. Es muß zunächst eine Injektion der Interzellularen erfolgen, und aus ihnen tritt dann die Flüssigkeit an der Schnittfläche aus. Mit der Verdrängung der Interzellularenluft durch die ausgeschiedene Flüssigkeit hängt eine Erscheinung zusammen, die zuerst von LINDSAY beobachtet und von BRÜCKE richtig gedeutet wurde. Im Momente der Reizung nimmt die Gelenkunterseite eine dunklere Farbe an, wie man sie auch bemerkt, wenn man eine Injektion mit Wasser unter der Luftpumpe ausführt. Diese Dunkelfärbung tritt auch dann ein, wenn das Gelenk mechanisch an der Krümmung verhindert wird (PFEFFER 1873a), und daraus folgt, daß der Farbenwechsel nicht durch die Verkürzung des Gelenkes und die damit etwa verbundene Annäherung der Chlorophyllkörner zustande kommt.

Die plötzliche Senkung der Expansionskraft der unteren Polsterhälfte muß offenbar mit einer Aenderung ihres Turgors zusammenhängen, und da bieten sich zwei Möglichkeiten der Erklärung (vgl. PFEFFER 1890, 326): entweder die Elastizität der Membran nimmt zu, oder der Druck des Inhaltes verringert sich; in beiden Fällen muß es zu einem Wasseraustritt aus den Zellen kommen. Da bei unver-

ändertem Druck des Inhaltes die Größe der Zelle von der Dehnbarkeit der Membran abhängt, so könnte offenbar eine Kontraktion der Zelle durch Abnahme der Dehnbarkeit der Wand erzielt werden. Wir können bei der Mimose diese Möglichkeit nicht ausschließen, da sie aber bei den sonst so ähnlichen Reizbewegungen der Cynareenstaubfäden ganz bestimmt nicht zutrifft und außerdem keine große innere Wahrscheinlichkeit besitzt, so wollen wir ganz von ihr absehen. Bei Abnahme des Druckes in der Zelle wird man natürlich zunächst an eine Abnahme des osmotischen Druckes denken, die in der nötigen Größe von $2^1/_2$ bis 5 Atmosphären leicht möglich wäre und ihrerseits entweder durch Zusammentreten der osmotisch wirksamen Stoffe zu größeren Molekülen oder durch Aenderung der Permeabilität des Plasmas und Stoffaustritt aus der Zelle zustande kommen könnte. Für den Stoffaustritt könnte man anführen, daß Pfeffer (1873a) in der aus den Intercellularen austretenden Flüssigkeit beim Verdunsten Kristalle unbekannter Natur auftreten sah. Doch wäre dieser Schluß aus mehreren Gründen unsicher. Auffallend ist, daß die plasmolytischen Untersuchungen (Hilburg 1881) gar keine Anhaltspunkte für das Sinken des osmotischen Druckes ergeben haben (vgl. auch S. 624). Es ist doch nicht recht wahrscheinlich, daß durch das Zerschneiden des Gelenkes die ursprünglichen Turgorverhältnisse sofort wieder hergestellt werden sollten. — Wie schon Pfeffer hervorhob, wäre ja eine Abnahme des auf der Membran lastenden Druckes auch durch Aenderungen im Protoplasma möglich; vor allem wäre an Aenderung des Quellungsvermögens des Protoplasmas zu denken.

Einen vollen Einblick in die Mechanik der Reizbewegung der Mimose haben wir also noch nicht. Die Abnahme der Expansionskraft auf der Gelenkunterseite ist aber ganz sicher gestellt. Die Expansion der Oberseite kommt nur durch die Aufhebung des Gegendruckes zustande; zugleich wirkt auch noch das Gewicht des Blattes dahin, die Unterseite zusammenzupressen; aber auch an der horizontal liegenden oder invers gestellten Pflanze, also bei Aufhebung oder Umkehrung der Wirkung des Blattgewichtes, erfolgt auf einen Reiz Kontraktion der reizbaren Gelenkhälfte, so daß also die Gewichtswirkung des Blattes nicht notwendig zur Ausführung der Bewegung ist. — Die Gelenke an der Basis der sekundären Blattstiele und der Blättchen verhalten sich, soweit wir wissen, in allen Stücken den Primärgelenken analog.

Die Senkung des Hauptblattstieles erfolgt, wie bemerkt, ziemlich rasch. Bert (1870) fand an einer horizontal liegenden Pflanze die Bewegung in 4—7 Sekunden vollendet; sie wird also bei Mitwirkung des Blattgewichtes beträchtlich schneller vonstatten gehen. Sofort nach Erreichung der tiefsten Stellung fängt der Blattstiel an, sich wieder zu erheben, und im Laufe von 10—15 Minuten pflegt die Ausgangsstellung erreicht zu sein. Ist das der Fall, so ist auch das Blatt wieder voll reizbar, kann also etwa in $^1/_4$ bis $^1/_2$ stündigen Intervallen immer wieder mit Erfolg gereizt werden. Ob dabei die Bewegungsgröße auf die Dauer unverändert bleibt, scheint nicht untersucht zu sein. Allein schon ehe die Normalstellung des Blattes erreicht ist, etwa 5 Minuten nach der ersten Reizung, läßt sich von neuem Reizbarkeit nachweisen; es fällt aber dann die Bewegungsamplitude zunächst kleiner aus. Vermutlich ist also in diesem Fall die Reaktionsfähigkeit noch gering, weil die

ursprüngliche Expansionskraft im unteren Gelenkpolster noch nicht hergestellt ist; dagegen kann die Reizbarkeit schon normal sein. Umgekehrt wird bei andauernden kleinen Erschütterungen offenbar die Reizbarkeit aufgehoben, während die Reaktionsfähigkeit zurückkehren dürfte. Man wird dies daraus schließen, daß das Blatt während der Erschütterungen in seine Normallage zurückkehrt und die normale Biegungsfestigkeit wiedererlangt; war dann das Blatt durch anhaltende Erschütterung etwa 2—3 Stunden lang nicht reizbar, so tritt nach Aufhören der Stöße in 5—15 Minuten wieder volle Reizbarkeit ein (Pfeffer 1873a). Es besteht also in dieser Hinsicht ein großer Unterschied gegenüber den haptotropischen und den nyctitropischen Bewegungen, in denen gar keine oder höchstens eine langsame Reizgewöhnung eintritt. Eine große Zahl von Fragen, die sich hier naturgemäß anschließen, sind noch nicht untersucht. Bekannt ist nur, daß die Reizbarkeit in mannigfacher Weise von der Außenwelt abhängt. Hohe Temperatur, gute Beleuchtung und große Feuchtigkeit machen die Pflanze außerordentlich empfindlich, und in diesem Zustand bewirken kleine Stöße dasselbe wie große: Auslösung der Reizbewegung in ihrer ganzen Größe. Wenn aber durch niedrige Temperatur, Trockenheit oder die Wirkung von Chloroform, Aether etc. die Empfindlichkeit der Mimose herabgesetzt ist, dann sieht man auf kleinere Stöße eine geringere Senkung des Blattes eintreten, als auf große. Nähere Untersuchungen über die Abhängigkeit der Reaktionsgröße von der Reizgröße fehlen noch. Dagegen sind wir genauer darüber unterrichtet, auf welche Reize eigentlich Mimosa reagiert. Wir sahen vielfach schon auf eine leichte Berührung des empfindlichen Gelenkteiles die Reizbewegung eintreten; es ist also zu untersuchen, ob die näheren Bedingungen den bei den Ranken festgestellten entsprechen.

Schon die Tatsache, daß die Reizbewegung ebenso durch Regentropfen, also durch eine Flüssigkeit, wie durch feste Körper ausgelöst wird, zeigt auf das deutlichste die große Verschiedenheit in der Empfindlichkeit der Mimose und der Ranken. Beide Pflanzen reagieren nur auf Stoß; statischer Druck wirkt auch bei Mimosa nicht reizauslösend. Es trat z. B. in Versuchen Pfeffers keine Reizbewegung ein, als in allmählicher Steigerung schließlich ein Gewicht von 30 g auf den sensiblen Teil des Polsters wirkte. Mimosa reagiert aber auf jeden Stoß, wenn er nur genügend intensiv ist, und ein einziger Stoß löst gewöhnlich die volle Amplitude der Bewegung aus. Bei den Ranken aber sind, wie wir gesehen haben, nur solche Stöße wirksam, die benachbarte Punkte mit ungleicher Intensität treffen; es bedarf also bei ihnen immer mehrerer gleichzeitiger oder aufeinanderfolgender Stöße, die sich in ihren Wirkungen summieren. Dagegen wird bei Mimosa jede plötzliche Deformation der Zellen der reizbaren Gelenkhälfte perzipiert und mit einer Reizbewegung beantwortet. Zur Unterstützung der Perzeption dürften auch eigenartige Haare dienen, die sich freilich nicht nur am reizbaren Gelenk vorfinden. Wenn diese aus derbwandigen Zellen aufgebauten Haare durch Druck und Stoß gebogen werden, so muß durch ihre im einzelnen verschiedene Verbindung mit dem reizbaren Parenchym die Deformation dieser Zellen ausgiebiger sein, als bei einem gleichstarken Druck auf die Oberhaut des Gelenkes (Haberlandt 1901).

Die Mimose reagiert aber nicht nur auf Stoß, sondern auch auf Verwundungen, und es erfolgen die Reizbewegungen nach Anbringen

eines Einschnittes oder nach der Wirkung eines Brennglases ungleich intensiver, als nach Stoß. Insbesondere findet auch die Reizleitung, von der wir gleich sprechen werden, viel energischer nach Wund- als nach Stoßreiz statt. Die mechanische Ausführung der Bewegung scheint indes in beiden Fällen identisch zu sein. Auch chemisch ist die Mimose reizbar (Correns 1892). Manche Stoffe, die eine Reizbewegung auslösen, wie z. B. Salzsäuredampf, schädigen freilich die Pflanze so schwer, daß sie abstirbt; durch Ammoniak aber kann man sie bei vorsichtiger Dosierung ohne Schädigung reizen, und dementsprechend kann man diese Reizung auch mehrmals hintereinander erzielen. Auch nach Anwendung des elektrischen Stroms hat man Reizbewegungen eintreten sehen (Bert 1870), und es ist nicht ausgeschlossen, daß die durch hohe Temperatur und starke Beleuchtung erzielten Bewegungen (S. 623) sich ebenfalls mehr an die Reizung durch Stoß als an die durch Lichtwechsel angliedern; nähere Untersuchung hierüber fehlt aber.

Die geschilderte Reizbarkeit ist nicht auf die Mimose beschränkt. Unter den Leguminosen sind Neptunia oleracea und Desmanthus plenus, unter den Oxalideen Biophytum sensitivum als stark reizbar bekannt. In geringerem Grade dürften aber wohl alle Leguminosen und Oxalideen, vielleicht überhaupt alle gelenkführenden Blätter für Erschütterung reizbar sein (Hansgirg 1893). Nur bedarf es zum Auslösen der Bewegung hier stärkerer Reize und optimaler Außenbedingungen. Auch genügt vielfach ein Stoß nicht, um eine sichtbare Reaktion hervorzubringen, während nach mehreren, in ihren Wirkungen sich summierenden Stößen die Bewegung allmählich eintritt (Robinia, Oxalisarten). In dieser Beziehung steht also die Reizbarkeit dieser Pflanzen derjenigen der Ranken näher; die Empfindlichkeit für Kontakt ist demnach nicht scharf von der für Stoß geschieden, zwischen Mimosa und den Ranken als Extremen liegen viele verbindende Glieder. Zu einem detaillierteren Eingehen auf diese liegt kein Grund vor.

Es bleibt uns jetzt noch die sog. Reizleitung zu besprechen, die am stärksten bei den empfindlicheren Pflanzen wie Mimosa und Biophytum ausgeprägt ist. Wir halten uns an Mimosa. Befindet sich diese in guten Außenbedingungen, so tritt nach Berührung des Primärgelenkes nicht nur Senkung des Blattes ein, sondern man sieht auch nach einiger Zeit die Fiederblättchen in Reizstellung übergehen. Berührt man umgekehrt eines der äußersten Fiederblättchen, so macht nicht nur dieses die Reizbewegung, sondern sie tritt auch sofort im opponierten Blättchen auf und ergreift dann successive die tiefer inserierten Blättchen, die immer paarweise zusammenklappen. Es wurde schon erwähnt, daß ein Wundreiz viel stärker wirkt als Berührung. Sengt man z. B. mit einem Zündholz oder mit dem Brennglas die Endfiedern an, so schreitet die Reizung rasch nach der Basis des sekundären Blattstieles fort und tritt bald auch in die drei anderen sekundären Blattstiele über, an denen dann das Zusammenneigen der Blättchen von unten nach oben fortschreitet. Auch die Sekundärgelenke gehen in Reizstellung, und kurz darauf tritt die bekannte Senkung im Primärgelenk ein. Und selbst damit ist die Erscheinung noch nicht zu Ende gekommen. Nach einiger Zeit fällt plötzlich der Primärstiel des nächst höheren oder des nächst tieferen Blattes, und die Reizung ergreift dann auch hier bald die übrigen

Gelenke. Auch vom Stamm kann die Reizung ausgehen. Macht man z. B. einen tiefen Einschnitt in diesen und sorgt dafür, daß dabei Erschütterungen vermieden werden, so tritt ebenfalls nach kurzer Zeit die Reizbewegung in den benachbarten Blättern ein. Die Leitung des Reizes konnte unter günstigen Umständen auf Entfernungen bis zu einem halben Meter wahrgenommen werden, und sie vollzieht sich mit einer Geschwindigkeit, die im Vergleich mit der Leitung in den Nerven der Tiere zwar gering ist, im Verhältnis zu den anderen, bei Pflanzen bekannten Reiztransmissionen aber ganz ansehnlich ausfällt. Die verschiedenen Autoren haben verschiedene Werte für die Geschwindigkeit der Reizfortpflanzung erhalten; das ist ohne weiteres begreiflich, weil der Zustand der Pflanze nicht immer der gleiche war, und weil der erste Reiz verschieden ausfiel; daneben finden sich freilich auch noch unaufgeklärte Differenzen. Jedenfalls steht fest, daß die Reizung in der Sekunde um mehrere (2—15) Millimeter fortschreitet; zum Vergleich erwähnen wir, daß in den Nerven der höheren Tiere die Geschwindigkeit etwa 1000 mal größer ist, während der schnellste bisher beobachtete heliotropische Reiz [Brodiaea congesta; Rothert (1894, 137); 0,3 mm pro Sek.] 10 bis 50 mal langsamer fortschreitet als der Reiz bei Mimosa. Wahrscheinlich wird die Reizleitung bei Ranken derjenigen von Mimosa in bezug auf Geschwindigkeit am nächsten kommen.

Mit der Reizleitung in den Nerven der Tiere darf man aber die der Mimose nicht vergleichen, denn jene ist an lebendes Protoplasma gebunden, was bei dieser nicht zutrifft. Tatsächlich schreitet bei Mimosa der Reiz auch über Gewebepartien weg, die narkotisiert (Pfeffer 1873 b) oder durch Erhitzen getötet sind (Haberlandt 1890). Damit ist ausgeschlossen, daß die Leitung in der lebenden Zelle stattfindet und etwa durch die Protoplasmaverbindungen zur Nachbarzelle übertragen wird. Schon Dutrochet (1837) nahm an, der Reiz pflanze sich im Gefäßbündel fort, und Pfeffer suchte diese Ansicht des näheren zu begründen. Als Hauptargument diente ein Versuch Dutrochets, in welchem starke Reize sich über eine der Rinde beraubte Stengelstelle hinweg fortpflanzten, wobei ihnen ausschließlich die Gefäße als Leitungsbahn dienen konnten. Pfeffer suchte dann plausibel zu machen, daß eine Wasserbewegung im Gefäßbündel die Reizübertragung besorge. Es soll ein Teil des bei der Reizung aus dem Gelenkpolster austretenden Wassers in das Gefäßbündel eintreten, und die hier entstehende plötzliche Wasserbewegung soll sich im Gefäß fortpflanzen und in anderen Gelenken den Reiz auslösen. Wie die Wasserbewegung zustande kommt, wäre dabei gleichgültig, nur plötzlich müßte sie entstehen, denn die mit der Transpiration verbundene Wasserbewegung ist notorisch ohne Erfolg. Wenn man in den Stengel einen Einschnitt macht, so tritt, wie wir sahen, eine Reizung der benachbarten Gelenke ein; jedoch nur dann, wenn die Gefäßbündel getroffen sind und das Austreten von Flüssigkeit aus ihnen direkt die eingetretene Wasserbewegung demonstriert.

Eingehende Untersuchungen Haberlandts (1890) haben indes diese Theorie erschüttert. Haberlandt konnte nämlich nachweisen, daß der Safttropfen in dem zuletzt erwähnten Versuch gar nicht aus den Gefäßen stammt, sondern aus schlauchförmigen Zellen des Siebteils, die den Gerbstoffschläuchen anderer Leguminosen entsprechen, sich aber vor diesen durch die zahlreichen, feinen, offenen Poren in

den Querwänden auszeichnen. Diese Poren gestatten eine ausgiebige Verschiebung des ganzen Inhaltes der Schlauchzellen, und bei jeder Verletzung einer solchen Zelle tritt, wie bei den Siebröhren, reichlich Saft aus, der an seinen charakteristischen Bestandteilen kenntlich ist. Es findet also eine Reizbewegung beim Einschneiden in den Stamm nur dann statt, wenn eine Druckschwankung in diesen Schlauchzellen erfolgt, und es kann eine solche ebensogut durch die getötete wie durch die lebende Schlauchzelle geleitet werden. Haberlandt hat weiter gezeigt, daß in dem Dutrochetschen Entrindungsversuche gar nicht das ganze Gewebe bis aufs Holz abgetragen war, sondern daß offenbar der ganze Siebteil mit den reizleitenden Schläuchen erhalten blieb. Er erblickt in diesen Schläuchen also das spezifisch reizleitende Gewebesystem der Mimose. Das einzige Bedenken, das gegen die Haberlandtsche Auffassung noch besteht, liegt nun aber in dem Ausfall des Versuches mit wirklich völliger Rindenringelung. Es zeigte sich nämlich, daß nach Entfernung des ganzen reizleitenden Gewebes der Reiz tatsächlich durch den Holzkörper geleitet werden kann. Wiewohl Haberlandt diese Tatsache durch eine Hilfshypothese in den Rahmen seiner Theorie recht wohl einzufügen weiß, möchten wir doch hier deren Achillesferse erblicken. Weitere Versuche, die an diesem Punkt anzuknüpfen hätten, müßten dann auch festzustellen suchen, wie die Reizleitung bei Unterbrechung des Holzkörpers aber unter Erhaltung des reizleitenden Gewebes ausfällt.

Sollte dieser Versuch etwa ergeben, daß der Holzkörper unentbehrlich für die Reizleitung ist, so müßte man zur Dutrochet-Pfefferschen Theorie zurückkehren. In dieser aber wäre dann unserer Meinung nach hauptsächlich ein Punkt weiter aufzuklären, nämlich wie die aus den Zellen der sensiblen Gelenkhälfte austretende Flüssigkeit in die Gefäße gelangt. Pfeffer selbst hat keinen nennenswerten Druck in den Interzellularen finden können, wenn diese bei der Reizung injiziert wurden. Bonnier (1892) konstatierte sogar eine geringe Druckabnahme nach Reizung, wenn er in das Gelenk ein Manometer eingesetzt hatte, das ja doch vermutlich den Druck der Interzellularenluft anzeigt. Wie unter diesen Umständen die austretende Flüssigkeit unter Druck in die Gefäße eintreten soll, ist nicht einzusehen. Wohl verständlich sind dagegen die Vorstellungen, die sich Haberlandt gebildet hat. Bei direkter Reizung eines Gelenkes findet Erschlaffung des reizbaren Parenchyms statt, und durch die Deformation der Zellen wird auf die reizleitenden Zellen ein Druck ausgeübt, der sich in diesen fortpflanzt und überall, wo er an ein neues Gelenk gelangt, dieses genau so reizt, wie wenn es einen Stoß von aussen erhalten hätte. Es findet demnach hier in der Tat eine wirkliche Leitung des Reizes statt, nicht die Leitung einer Erregung wie anderwärts.

Aber nicht nur die Gelenke, auch andere Teile der Pflanze können von dem primären Reiz getroffen werden; z. B. kann man das Fliederblättchen reizen, ohne sein Gelenk zu berühren (Bert 1867), und es wird doch der Reiz perzipiert. Hier müssen also offenbar die reizleitenden Zellen primär deformiert werden und eine Drucksteigerung erfahren, die sich fortpflanzt. Tatsächlich finden sich reizleitende Zellen auch im Blättchen, wo sie den größeren Gefäßbündeln folgen. Mit Hilfe des Verwundungsreizes konnte nun Bert (1867, 17)

zeigen, daß das Blattparenchym unempfindlich ist, und daß nur nach Einwirkung auf die Nerven Reizung erfolgt. Bei allen Reizen durch Einschneiden, Brennen, Aetzen wird es sich aber nicht um eine Zunahme, sondern um eine Abnahme des Druckes im reizleitenden Gewebe handeln, die sich ihrerseits gerade so fortpflanzt wie die Zunahme, und die zu einer mechanischen Reizung der Gelenke führt. Es leuchtet ein, daß in den dünnwandigen aber turgeszenten Schlauchzellen Haberlandts eine Druckvermehrung und Druckverminderung leichter eintreten kann als in starrwandigen Gefäßen.

In bezug auf Empfindlichkeit und auf die Mechanik der Reizkrümmung stimmen gewisse Staubgefäße vollkommen mit Mimosa überein; die von ihnen ausgeführten Bewegungen haben aber eine ganz andere biologische Bedeutung. Wir halten uns an die durch Pfeffer genauer studierten Cynareen, speziell Centaurea (Fig. 160). Die fünf Staubbeutel sind verwachsen und bilden eine Röhre um den Griffel; von dieser gehen in leichter Auswärtskrümmung die fünf freien Filamente ab, die weiter unten an der Corolle inseriert sind. (*A*) Werden die Filamente berührt, so verkürzen sie sich und strecken sich gerade (*B*); dadurch wird die Antherenröhre herabgezogen und die Pollenkörner werden von den Fegehaaren des Griffels herausgebürstet; die Reizbewegung ist also offenbar eine Einrichtung zur Bestäubung der Pflanze durch Insekten. Auf die Berührung reagiert nur das direkt betroffene Filament, eine Reizleitung findet nicht statt. Die Versuche können auch am einzelnen isolierten Filament ausgeführt werden. So läßt sich leicht konstatieren, daß die Verkürzung bei der Reizung 10, 20, selbst 30 Proz. der ursprünglichen Länge betragen kann. Das Filament hat einen sehr einfachen anatomischen Bau: ein dünnes Gefäßbündel wird von dem allein reizbaren Parenchym umgeben. Dieses verliert durch die Reizung an Expansionskraft, und es tritt, wie bei Mimosa, Wasser in die Interzellularen, während das Volumen des Filamentes beträchtlich abnimmt. Hat man die Interzellularen zuvor mit Wasser injiziert, so tritt dieses bei der Reizung an der Schnittfläche aus, während für gewöhnlich die Interzellularen zur Aufnahme der ausgeschiedenen Flüssigkeit genügen. Bei den Cynareen läßt sich mit Sicherheit nachweisen, daß an der Abnahme der Expansion die Zellhaut nicht beteiligt ist, denn ihre Elastizität ist in dem eben kontrahierten Filament gerade so groß, wie in dem expandierten, das man, zur Vermeidung einer Reizung durch den Zug, zuvor chloroformiert hat. Auch während der Reizung ändert sich nichts in der Beschaffenheit der Membran, denn ein Gewicht, das ein eben kontrahiertes Filament auf die ursprüngliche Länge dehnt, genügt auch, um jede Kontraktion bei der Reizung zu verhindern (Pfeffer 1873a; 1890, 326). Es muß also bei der Reizung eine Abnahme des Druckes des Zellinhaltes,

Fig. 160. Staubblätter von Centaurea Jacea, nach Entfernung der Krone. *A* ungereizt, *B* gereizt, *c* Corollabasis, *s* Staubfäden, *a* Antheren, *g* Griffel, *p* Pollen. Vergr. Aus „Bonner Lehrbuch".

wahrscheinlich also des osmotischen Druckes, eintreten, die sich nach Pfeffer auf 1 bis 3 Atmosphären belaufen dürfte. Die Pflanze nutzt indes nicht den ganzen elastischen Spielraum der Membran aus. Das nach Reizung kontrahierte Filament kann durch Plasmolyse noch beträchtlich mehr verkürzt werden; das expandierte andrerseits kann innerhalb der Elastizitätsgrenze noch mechanisch gedehnt werden. Die durch Plasmolyse spannungslos gewordene Zellhaut erfährt keine dauernde Verlängerung, wenn sie durch Zug um 100 Proz. verlängert worden ist. In Beziehung auf ihre Dehnbarkeit stehen die Cynareenfilamente ganz einzig in der Pflanzenwelt da (vgl. S. 519).

Außer bei den Cynareen finden sich solche reizbare Filamente auch noch bei vielen Compositen aus den anderen Unterfamilien (Hansgirg 1890), und Krümmungen von Filamenten auf Stoßreiz treten ferner bei Cacteen, Cistineen, Mesembryanthemaceen, Tiliaceen, Portulacaceen und Berberideen auf. Die Filamente dieser Pflanzen sind bald einseits, bald auch allseits reizbar, ihre Reizkrümmung ist bald nach innen, bald nach außen gerichtet; überall aber scheint die Art der Reizbarkeit und die Ausführung der Bewegung wie bei Mimosa zu sein. Eine Reizleitung ist jedoch nur bei Sparmannia bekannt (Hansgirg 1890). — In den meisten Fällen stehen diese Bewegungen in offenbarer Beziehung zur Bestäubung der Blüten. — Neben vereinzelten „reizbaren" Griffeln (Arctotis, Minden 1901) sind namentlich Narben bekannt, deren beide Schenkel sich auf Stoßreiz hin bis zur Berührung nähern; sie treten besonders in den Familien der Scrophularineen, Acanthaceen, Pedalineen, Bignoniaceen und bei den Capparideen auf. Physiologisch sind diese Narbenbewegungen noch wenig genau untersucht. Man wird aber annehmen dürfen, daß auch bei ihnen die Einkrümmung durch Sinken des osmotischen Druckes zustande kommt. In einzelnen Fällen ist auch Reizleitung von dem einen zum anderen Narbenschenkel konstatiert. Diese Leitung wird hier offenbar in anderer Weise bewerkstelligt als bei Mimosa. Oliver (1897) vermutet, daß sich der Reiz durch die Protoplasmaverbindungen fortpflanzt; jedenfalls tritt nach Durchschneidung der Gefäßbündel die Reizleitung noch ebensogut ein als zuvor. — Auf eine einfache Berührung bezw. auf einen Stoß hin bleibt die Narbe nur kurze Zeit geschlossen. Nach Wiederöffnung ist sie von neuem reizbar. Burck hat aber die interessante Beobachtung gemacht, daß die Narben von Mimulus luteus geschlossen bleiben, wenn bei der Berührung zugleich Pollenkörner auf sie gelangen; Torrenia Fournieri schließt die Narben dauernd, wenn Pollen aus den großen Staubfäden auf sie gelangt, dagegen öffnen sich die Narben wieder, wenn der Pollen der kleinen Stamina oder derjenige fremder Pflanzen benutzt wird. So dürfte also der Nutzen des Narbenschlusses in der Abhaltung fremden Pollens liegen. — Sowohl bei reizbaren Narben wie bei reizbaren Staubgefäßen hat Haberlandt (1901) anatomische Einrichtungen aufgefunden, die mit der Aufnahme des Reizes in Verbindung gebracht werden müssen. Wir verweisen auf seine Darstellung.

Literatur zu Vorlesung 40.

Bert. 1867. Mém. Soc. des sc. phys. Bordeaux 1866. Paris.
— 1870. (ibid.) 20. Februar 70.
Bonnier. 1892. Revue gén. de botan. 4, 513.
Brücke. 1848. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Ostwalds Klassiker, Nr. 95.
Burck. 1901. Botan. Centralbl. 1902 89, 645 Ref.

Correns. 1892. Flora 75, 87.
Dutrochet. 1837. Mém. pour servir à l'hist. d. végét. et d. animaux. Paris.
Haberlandt. 1890. Das reizleitende Gewebesystem d. Sinnpflanze. Leipzig.
— 1901. Sinnesorgane im Pflanzenreich etc. Leipzig.
Hansgirg. 1890. Botan. Centralbl. 43, 409.
— 1893. Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag.
Hilburg. 1881. Unters. aus d. bot. Instit. Tübingen 1, 23.
Minden. 1901. Flora 88, 238.
Oliver. 1887. Ber. D. bot. Ges. 5, 162.
Pfeffer. 1873 a. Physiolog. Untersuchungen. Leipzig.
— 1873 b. Jahrb. wiss. Bot. 9, 308.
— 1890. Plasmahaut etc. Abh. K. Ges. d. Wiss. Leipzig 16, 185.
Rothert. 1894. Cohns Beitr. z. Biologie 7, 1.

Vorlesung 41.

Rückblick auf die paratonischen Reizbewegungen. Autonome Bewegungen.

Wir sagten in unserer ersten Vorlesung, daß nicht bei allen Pflanzen ohne weiteres Bewegungen wahrzunehmen seien. Schon jetzt, wo wir nur die Lage- und Formveränderungen der festgewurzelten Gewächse studiert haben und die Ortsveränderungen freibeweglicher Pflanzen noch nicht kennen, müssen wir zugeben, daß der Eindruck der Bewegungslosigkeit, den der Laie von der Pflanzenwelt hat, ein ganz falscher ist. Genauere Beobachtung hat uns ja mit einer Fülle von Bewegungen bekannt gemacht, und diese sind nur deshalb weniger auffallend als die Bewegungserscheinungen bei den Tieren, weil sie langsamer verlaufen. Es ist aber selbstverständlich, daß für die wissenschaftliche Betrachtung die Schnelligkeit einer Bewegung nicht in erster Linie in Betracht kommt; wir fragen vielmehr zunächst nach der Art der Bewegung, nach ihren Ursachen, nach den Mitteln, mit denen sie ausgeführt wird, und endlich nach der Bedeutung, die ihr für das Leben des Organismus zukommt. In bezug auf die Mehrzahl dieser Punkte hat sich nun gerade in den letzten Jahren eine überraschende Uebereinstimmung zwischen den in den Vorlesungen 33—40 besprochenen pflanzlichen Reizbewegungen und gewissen Bewegungen der Tiere (Reflexbewegungen) ergeben, und bei den in Vorlesung 43 noch zu besprechenden lokomotorischen Richtungsbewegungen tritt diese Analogie noch auffallender hervor.

Wir nannten in Vorlesung 33 die bisher behandelten Bewegungen paratonische, induzierte oder Rezeptionsbewegungen und stellten ihnen die autonomen oder spontanen Bewegungen gegenüber. Den Unterschied zwischen beiden haben wir schon an jener Stelle kurz begründet; ehe wir aber jetzt die autonomen Bewegungen näher studieren, müssen wir ihre Differenz gegenüber den paratonischen dadurch etwas genauer zu präzisieren suchen, daß wir die allgemeinen Charakterzüge der Reizbewegungen schärfer hervorheben, als das bisher geschah.

Die Reizbewegungen kommen nur unter dem ständigen Einfluß der

Außenwelt auf die Pflanze zustande, und dieser Einfluß der Außenwelt ist ein doppelter: sie liefert einmal die allgemeinen (formalen) Bedingungen, ohne die eine Reizbewegung so wenig zustande kommt wie irgend eine andere Lebenserscheinung; sie gibt andrerseits auch die spezifischen Reize ab. Beide Wirkungen der Außenwelt bedürfen jetzt näherer Erläuterung, wobei wir mit den Reizen beginnen.

Wir haben schon früher die Reizbewegungen als ausgelöste Bewegungen (Pfeffer 1893; Physiol. I, 9 und II, 80) bezeichnet; damit soll gesagt sein, daß die als Reiz wirkenden Faktoren nur die Veranlassung für den Organismus sind, mit Hilfe der eigenen Energiemittel die Bewegung auszuführen. Die Reizursache liefert also nie die Energie für das Geschehen. Das ergibt sich schon daraus, daß keine bestimmte Proportion zwischen dem Energiewert des Reizes und der ausgelösten Reaktion besteht. Die Reaktion vollzieht sich immer unter Energieaufwand, aber der Reiz kann ebensowohl in Energiezufuhr wie in Energieentziehung bestehen; das letztere trifft z. B. zu, wenn die Herabsetzung der Temperatur den Reiz liefert (vgl. S. 619). Man sagt nun, der Reiz löse die Reaktion aus, er veranlasse oder induziere sie, und deshalb spricht man von induzierten Bewegungen; man schreibt ferner der Pflanze die Fähigkeit zu, den Reiz „wahrzunehmen“ (zu „perzipieren“) oder ihn aufzunehmen (zu „rezipieren“), und daher ist der Name „Rezeptionsbewegungen“ abzuleiten. Was wir bisher von Bewegungsreizen kennen gelernt haben, waren äußere Reize: das Licht, die Wärme, die Elektrizität, die Schwerkraft, chemische und mechanische Einwirkungen von Körpern; so gut wie bei der Formbildung der Pflanze, existieren aber auch bei den Bewegungen innere Reize, und auf diese werden wir noch im Laufe der heutigen Vorlesung zu sprechen kommen.

Wenn das Wesen der Reizerscheinungen in Auslösungen liegt, so ist damit schon gesagt, daß es sich da um Vorkommnisse handelt, die nicht auf die Organismen beschränkt sind; wir bedienen uns vielmehr der Auslösungen ganz außerordentlich häufig bei unseren Mechanismen, und da bei diesen die Kausalzusammenhänge wegen der einfacheren Verhältnisse ungleich durchsichtiger sind als bei den Organismen, so können wir uns das Prinzip der Auslösungen an den Mechanismen viel leichter klar machen als an Organismen (vgl. Pfeffer 1893). Wir wählen als Beispiel ein Läutewerk, das durch Elektrizität getrieben wird. Es besteht aus der Klingel, den Elementen und der Leitung. Die elektrische Klingel ist der Mechanismus, der durch den aus den Elementen kommenden Strom getrieben wird. Für gewöhnlich ist aber die Leitung, die von der Elektrizitätsquelle zu der Klingel führt, unterbrochen, und nur wenn sie „geschlossen“ wird, tritt Läuten ein. Dieses Schließen der Leitung interessiert uns näher, denn es handelt sich dabei um die „Auslösung“ der Klingeltätigkeit. Zur Unterbrechung und zum Schließen des Stromes verwendet man den Taster; die nötige metallische Verbindung zwischen den Drahtenden wird durch Niederdrücken einer Metallfeder erzielt. Man sieht sofort ein, daß die Größe des aufzuwendenden Druckes in gar keiner Beziehung zu der Stärke des erfolgenden Glockensignals steht. Je nach der Konstruktion unseres Tasters wird ein leichter Fingerdruck genügen, oder es wird etwa des Aufwandes

der ganzen Kraft eines Menschen bedürfen, um den Strom zu schließen; sowie aber der Druck stark genug ist, diese Schließung zu erzielen, dann funktioniert die Klingel immer in der gleichen Weise, solange der elektrische Strom, der sie jetzt durchfließt, ungeändert bleibt. Heben wir den Druck auf den Taster auf, so kehrt die Feder wieder in ihre Ruhelage zurück, der Strom hört auf und die Klingel, steht still.

Es würde nun keine Schwierigkeiten verursachen, andere „Taster" zu konstruiren, in denen ein Stromschluß, anstatt durch eine mechanische Wirkung, etwa durch Magnetismus, Elektrizität, Wärme oder Licht zustande käme. Wir brauchen die Konstruktion der betreffenden Apparate hier nicht zu schildern, es genügt zu wissen, daß dieselbe für jeden einzelnen auslösenden Faktor eine andere sein muß. Bei gegebenem Bau des „Tasters" reagiert also die Klingel nur auf eine einzige auslösende Ursache; der Mechanismus „spricht auf diese Einwirkung an"; man könnte auch sagen: er ist für diesen Faktor „empfindlich". Es ist klar, daß ein mechanischer Druck auf eine beliebige Stelle des Systems außerhalb des Tasters, oder, allgemein gesagt, daß die auslösende Wirkung an einer anderen Stelle als am „Empfangsapparat" vollkommen wirkungslos bleibt.

Dieser einfache Apparat kann uns zur Erläuterung vieler Reizerscheinungen dienen. Sowenig wie der Druck auf den Taster die Kraft liefert, die der Klöpfel bewegt, sowenig leistet etwa der „Kontakt" bei der Ranke, der „Stoß" bei der Mimose, die Schwerkraft oder das Licht bei geo- bezw. heliotropischen Bewegungen die Arbeit. Wir haben freilich gesehen, daß man anfangs beim Studium des Geotropismus den Versuch machte, die Schwerkraft als Energiequelle für die eintretende Krümmung hinzustellen. Was aber beim Geotropismus erst im Laufe vieler Jahre und durch ernste Arbeit erkannt wurde, das war beim Heliotropismus selbstverständlich. Niemand konnte annehmen, daß die Stengel der Pflanze vom Sonnenlicht angezogen, die Wurzeln abgestoßen würden. Selbst die ältere Erklärung der heliotropischen Erscheinungen (de Candolle), die wir als eine mechanische bezeichnet haben, ist nicht mechanisch in dem Sinne gewesen, wie wir das jetzt meinen, sie hat doch immer mit einer „Reizwirkung" des Lichtes gerechnet.

Bleiben wir also einmal beim Heliotropismus, so wäre die heliotropische Krümmung als ausgelöste Reaktion dem Ertönen der Klingel in unserem Läutewerk gleichzusetzen. Die Tätigkeit der Klingel ist uns mechanisch begreiflich; wir verstehen, daß ein solcher Apparat vermöge seines Baues so und nicht anders funktionieren kann, wenn ihn ein elektrischer Strom durchfließt; warum jedoch die Pflanze bei einseitigem Lichteinfall gerade eine Krümmung macht, das wissen wir nicht, wir müssen aber annehmen, daß diese Erscheinung mit derselben Notwendigkeit aus der „Maschinenstruktur" der Pflanze folgt, wie das Läuten aus der Struktur der elektrischen Klingel. Ganz irrelevant ist es, daß bei der Pflanze Turgor- oder Wachstumskraft, bei der Klingel die Elektrizität als Betriebskraft funktioniert. Dem auslösenden Druck auf den Taster ist die Wirkung des Sonnenlichtes auf die Pflanze gleichzusetzen; wiederum ist uns der Empfangsapparat beim Mechanismus völlig verständlich, während wir ihn beim Organismus überhaupt gar nicht kennen. Wir können nur feststellen, wo der Empfangsapparat bei der Pflanze sich befindet, und wir haben gesehen, daß er in manchen Fällen mit der Reaktionszone zusammen-

fällt, in anderen räumlich von ihr getrennt ist; sein Bau aber liegt wahrscheinlich jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmung, und deshalb können wir über sein Funktionieren nicht einmal Vermutungen aufstellen. Das gleiche gilt übrigens für alle anderen Reizerscheinungen: der Bau und die Tätigkeit des Perzeptionsapparates ist überall gänzlich unbekannt, wenn auch die Bedingungen, unter denen er funktioniert, bald genau, bald weniger genau festgestellt werden konnten.

Sehr viele Pflanzen führen Krümmungen, die sich von den heliotropischen nicht oder nur in unbedeutenden Punkten unterscheiden, auch nach Einwirkung anderer Reize aus. Je nach der Natur dieser Reize bezeichnet man die Bewegungen dann als geo-, chemo-, thermotropische etc. Diese Krümmungen verdanken also vermutlich der gleichen Maschinenstruktur ihre Entstehung wie die heliotropische, aber zur Aufnahme der betreffenden Reize werden wir einen anderen Bau der Perzeptionsapparate voraussetzen müssen; und zwar wird wohl für jeden Reiz ein spezifischer Empfangsapparat bestehen, so gut wie der Taster unseres Läutewerkes für Druck anders als für Elektrizität, Licht etc. eingerichtet sein muß.

Tritt uns so einerseits an der Pflanze die gleiche Reaktion bei ungleicher Perzeption entgegen, so fehlt es doch nicht an Beispielen für das umgekehrte Verhalten: ungleiche Reaktion auf gleiche äußere Einflüsse. So reagiert unter der Einwirkung der Schwerkraft die Wurzel positiv, der Stengel negativ geotropisch; ferner veranlaßt derselbe äußere Faktor, der den einen Pflanzenteil zu einer Krümmung nötigt, einen anderen zu einer Torsion, und dieselbe ungleiche Beleuchtung, die Krümmungen bewirkt, kann auch die Symmetrie einer Pflanze beeinflussen, sie kann zu einseitiger Organbildung, z. B. zur Entstehung von Wurzeln, Wurzelhaaren oder Geschlechtsorganen auf der Schattenseite führen. Zur Erklärung solcher Vorkommnisse stehen uns zwei Möglichkeiten zur Verfügung. 1. Wir können die Annahme machen, die Pflanze besitze zur Aufnahme jedes einzelnen Reizes nur eine Art von Perzeptionsorganen; diese können aber mit verschiedenen Maschinenstrukturen in Verbindung treten. Dem würde entsprechen, wenn in die elektrische Leitung, die unser Taster schließt, das eine Mal die elektrische Klingel, ein anderes Mal eine Glühlampe, ein drittes Mal vielleicht ein Silbervoltameter eingeschaltet wäre; die Arbeit, die dann nach gleicher Auslösung erfolgt, wäre ebenfalls eine ganz verschiedene. 2. Möglich wäre es aber auch, daß die verschiedene Reaktion auf einem verschiedenen Bau des Perzeptionsorgans beruht. Eine solche Annahme hat z. B. Noll (1892) gemacht und hat sie mit Erfolg für die verschiedenen Formen der geotropischen Reaktion durchgeführt. Es stehen aber dieser Hypothese mancherlei Bedenken entgegen, so daß wir die erste Möglichkeit für die wahrscheinlichere halten.

Nun frägt es sich, ob für jeden einzelnen Faktor, der zur Reizung führt (für jedes einzelne Reizmittel) nur eine einzige Art von Perzeptionsorgan existiert. Dasselbe Reizmittel kann ja in ganz verschiedener Weise zu einem „Reizanlaß“ führen. Beim Licht z. B. ist ein Reizanlaß gegeben, wenn es in konstanter Intensität die Pflanze überall gleichmäßig trifft; die Reaktion der Pflanze auf diesen Reizanlaß äußert sich in der Wachstumsgeschwindigkeit. Ein ganz anderer Reizanlaß wird durch ungleiche Beleuchtung verschiedener

Längshälften etwa eines Stengels erzielt; hierauf reagiert die Pflanze mit heliotropischen Krümmungen. Im Gegensatz zu diesen örtlichen stehen dann die zeitlichen Differenzen in der Lichtintensität, die zu den nyktitropischen Bewegungen führen. Der Reizvorgang beim Heliotropismus und Nyktitropismus ist nun zweifellos ein anderer als der zum Etiolement führende. Wir haben ja seinerzeit die „Etiolementstheorie" des Heliotropismus mit guten Gründen abgewiesen. Aehnliche Gründe könnten wir anführen, wenn etwa jemand eine thermotropische oder chemotropische Krümmung in der Weise erklären wollte, daß er sagte, das betreffende Objekt wachse an jeder Längslinie mit der Geschwindigkeit, die der betreffenden Temperatur oder der betreffenden Konzentration eines Stoffes entspräche; die Tatsachen widerlegen eine solche Annahme schlagend, denn unter Umständen kann z. B. diejenige Seite, die vom Temperaturoptimum entfernter ist, stärker wachsen als die andere (vgl. S. 592). Wenn also der Reizvorgang beim Etiolement zweifellos von dem beim Heliotropismus differiert, so kann dennoch der erste Effekt des Lichtes in beiden Fällen der gleiche sein; wir können z. B. annehmen, daß in jeder Zelle eine durch die Lichtintensität bedingte Menge einer gewissen Substanz auftrete, bezw. mit dem Aufhören der Beleuchtung verschwände. Diese Veränderung nach einer Lichteinwirkung wäre dem Schließen des Tasters auf einen Druck hin zu vergleichen, sie stellt eine erste chemische (oder physikalische) Wirkung des Reizmittels dar, und diese müssen wir Perzeption nennen. Wenn nun in jeder perzipierenden Zelle eine Wachstumsbeschleunigung oder -verlangsamung eintritt, so haben wir darin die ausgelöste Bewegung zu sehen. Wir haben aber nicht verfehlt, darauf aufmerksam zu machen, daß schon beim Etiolement nicht jede einzelne perzipierende Zelle direkt zur Reaktion schreitet; sonst müßten ja alle Organe im Dunkeln sich verlängern. Die Erfahrung lehrt aber, daß die Organe sich verschieden verhalten; die Korrelationen zwischen den einzelnen verhindern die gleichmäßige Reaktion aller. Immerhin können wir in diesem Fall die Annahme machen, daß Perzeption und angestrebte Reaktion überall gleich sei; sekundäre Einflüsse, die wir hier nicht zu verfolgen haben, die aber jedenfalls relativ einfacher Natur sein können, mögen dann an bestimmten Stellen die Reaktion hindern.

Anders und komplizierter wird die Sache beim Heliotropismus. Wenn da in verschiedenen Zellen durch ungleiche Lichtintensität eine verschieden starke Perzeption zustande kommt, so folgt dieser die Reaktion nicht direkt. Vielmehr wirkt die verschiedene Größe der Perzeption an opponierten Seiten als neuer Reiz, und dieser löst dann erst die Bewegung aus. Damit aber die ungleiche Perzeption an verschiedenen Stellen des Körpers zu einer neuen Perzeption wird, müssen wir der Pflanze die Fähigkeit zuschreiben, die primären Lichtwirkungen an verschiedenen Orten miteinander vergleichen zu können. Der Ausdruck „Vergleich" könnte den Verdacht erwecken, daß es sich da um psychische Fähigkeiten der Pflanze handle. Wenn man bei einer Psyche an Bewußtsein denkt, dann muß man eine solche Vermutung weit abweisen, kennen wir doch auch an unserem eigenen Körper Bewegungen genug, die mit Ausschluß des Bewußtseins erfolgen, und die offenbar mit den pflanzlichen Reizbewegungen die größte Aehnlichkeit haben, nämlich die Reflexbewegungen.

Es gehört aber bei den höheren Tieren zur Ausführung von Reflexbewegungen neben dem Perzeptionsorgan für den Reiz (Sinnesorgan) auch eine Leitung zu einem Zentralorgan und eine Rückleitung zu dem Bewegungsapparat. Für die Existenz eines solchen Zentralorgans bei der Pflanze ist z. B. Czapek (1898) eingetreten, doch lassen sich keine sicheren Beweise für dasselbe anführen, und noch weniger wissen wir über seine Lokalisierung.

Zurzeit können wir jedenfalls die durch den „Vergleich" verschiedener primärer Wirkungen des Reizes zustande kommenden Bewegungen nicht gut durch einen Mechanismus illustrieren. Soviel aber ist klar, daß im Prinzip ein solcher Mechanismus sich von unserem bisherigen Beispiel dadurch unterscheiden müßte, daß zwei oder mehrere Auslösungen einander folgen, bis endlich die Haupt- oder Endreaktion zu beobachten wäre. Es müßte also der durch den Taster geschlossene elektrische Strom etwa einen zweiten Strom oder irgend eine andere Kraft auslösen, und diese könnte erst die Arbeit leisten.

Wir sehen aus diesen Erwägungen, daß tatsächlich beim Etiolement und beim Heliotropismus die ersten Wirkungen des Lichtes in der Pflanze die gleichen sein können, und demnach dürfte die Annahme einer Art von Perzeptionsorgan für jedes Reizmittel genügen. Es führen uns aber solche Ueberlegungen zu der Einsicht, daß sehr häufig ganze Ketten von Auslösungen zwischen der ersten Reizwirkung und dem Reizerfolg liegen.

Einfache Mechanismen, wie unser elektrisches Läutewerk, können uns aber noch dazu dienen, manche Vorkommnisse bei Reizerscheinungen verständlich zu machen, so z. B. die Beziehungen zwischen Reizkraftgröße und Reaktionsgröße. Bleiben wir beim gewöhnlichen Taster, so zeigt uns dieser, daß eine gewisse Größe der auslösenden Kraft nötig ist, damit eine Perzeption erfolgen kann. Jeder Druck, der die Feder nicht soweit hinabdrückt, daß sie Kontakt erhält, erreicht den „Schwellenwert" des Reizes nicht und erzielt also auch bei beliebiger Dauer keine Reaktion. Jeder Druck, der zum Kontakt führt, löst aber auch gleich die Reizreaktion in ihrer ganzen Größe aus. Analoge Verhältnisse haben wir bei Mimosa angetroffen. Bei anderen Reizerscheinungen, z. B. beim Geotropismus (S. 542 u. 557), sahen wir aber Veränderung der Reaktion, wenn die Intensität der auslösenden Kraft zu- oder abnahm. Es würde keine Schwierigkeit machen, einen Taster so zu bauen, daß mit Zunahme des auf ihn ausgeübten Druckes immer mehr Elemente ihren Strom in die Leitung ergössen, und dementsprechend die Leistung des Apparates in einem beliebigen Verhältnis zur Größe der auslösenden Kraft zunähme. Die erst positive, dann mit Zunahme der Lichtintensität später negative Reaktion einer heliotropischen Pflanze ließe sich ebenfalls durch ein elektrisches Modell darstellen, in welchem etwa ein Stab bei fortdauernd gesteigertem Druck auf einen Taster erst nach der einen, dann nach der anderen Seite sich böge. Solche Konstruktionen können jedenfalls zeigen, daß die bei allen Reizerscheinungen eintretenden Regulationen, die ja in der Regel zweckmäßige sind, nichts für die organische Natur Charakteristisches sind; sie finden ja auch an unseren Maschinen ausgiebige Verwendung. Wir sehen aber von weiteren Ausführungen in dieser Hinsicht ab, weil sie den Anfänger leicht dazu verleiten könnten, die Vorgänge in der Pflanze sich einfacher vorzustellen, als sie sind. Wir möchten deshalb nochmals auf die schon erwähnte

Kette von Erscheinungen hinweisen, die im Organismus zwischen Reizaufnahme und Reizreaktion in der Regel liegen dürfte (vgl. auch S. 544), und die in unseren Mechanismen auf ein Minimum reduziert ist.

Wenn wir nach allen diesen Ausführungen jedenfalls einen prinzipiellen Unterschied zwischen der Auslösung am Mechanismus und dem Reiz am Organismus nicht anerkennen, dann ist damit eigentlich der Reizbegriff überflüssig. Wir behalten ihn zunächst aus historischen Gründen bei, dann aber auch deshalb, weil wir mit seiner Verwendung sofort den Organismus als Schauplatz des Geschehens bezeichnen und zugleich andeuten, daß uns der Vorgang der Auslösung sowie die ganze Kette von Erscheinungen bis zur Reaktion noch ganz in Dunkel gehüllt ist (Pfeffer 1893).

Wie bei jedem Mechanismus, so müssen auch im Organismus eine Anzahl von Bedingungen erfüllt sein, wenn er funktionieren soll. Neben inneren wirken auch eine Anzahl von äußeren Faktoren als solche formale Bedingungen (Pfeffer, Phys. II, 76); ihre Bedeutung ist z. T. ganz selbstverständlich, z. T. aber auch noch ganz unaufgeklärt. Die Notwendigkeit des Wassers und gewisser Baustoffe leuchtet ja ohne weiteres ein; auch die Bedeutung des Sauerstoffes ist leicht zu verstehen: er unterhält die Atmung, und an diese ist im allgemeinen die Ausführung von Bewegungen geknüpft. Neben solchen stofflichen Einflüssen ist dann die Wärme und das Licht zu nennen; ein bestimmtes Ausmaß der Wärme, eine bestimmte Temperatur, ist eine der allgemeinsten formalen Bedingungen pflanzlicher Existenz, während bestimmte Lichtintensitäten nur für einzelne, durchaus nicht für alle Reizvorgänge erforderlich sind. Zu den formalen Bedingungen gehört schließlich auch noch das Fehlen schädlicher Einwirkungen der Außenwelt, die Abwesenheit der Gifte und Narkotica, die je nach Konzentration nur eine Verlangsamung der Reizbewegung oder deren gänzliche Aufhebung oder endlich sogar den Tod des Organismus herbeiführen. Jede ungenügende Erfüllung der formalen Bedingungen führt übrigens zunächst zu Starrezuständen; man spricht von Kälte- und Wärmestarre, von Trockenstarre etc. etc.; jeder Starrezustand geht bei längerer Dauer in ein Absterben über.

Alle diese Tatsachen sind uns nicht neu. Wir haben sie nur wiederholt, um einige allgemeine Bemerkungen an sie anzuknüpfen. Wir fragen zunächst nach der Bedeutung der Intensität dieser Faktoren. In dieser Hinsicht liegt uns ein reiches Material vor, denn wir haben bei fast allen Lebenserscheinungen festgestellt, daß die Wirkung der formalen Bedingungen in höchst auffallender Weise von ihrer Intensität abhängt, indem gewöhnlich eine eingipflige Abhängigkeitskurve mit den bekannten drei Kardinalpunkten, dem Minimum, Optimum und Maximum existiert. Vielfach ist die Meinung verbreitet, diese Form der Abhängigkeit sei auf die Organismen beschränkt. Das ist indes durchaus nicht der Fall. Es sei zunächst daran erinnert, daß auch auf anorganischen Gebieten ausgesprochene „Optima" vorkommen (man vgl. Errera 1896). Wenn das Wasser bei 4° seine größte Dichte hat, so können wir die Abhängigkeit derselben von der Temperatur in Form einer Kurve darstellen, die einen einzigen Höhepunkt, ein einziges Optimum hat; freilich fehlt dieser Kurve das Minimum und das Maximum. Es gibt aber auch außerhalb der Organismen Vorgänge, die mit ausgesprochenem Minimum, Optimum

und Maximum sich vollziehen. So hat die Wasserlöslichkeit des $NaSO_4$ ihr Minimum bei 0°, ihr Maximum bei 100° und ihr Optimum bei 33°. Viel mehr an den Organismus erinnert das Betol (vgl. Tamman 1898); es schmilzt bei 96° und bleibt bei Abkühlung so lange flüssig, als seine Temperatur über + 25° und unter — 5° erhalten wird; auch wirken die Temperaturen oberhalb des Minimums (— 5°) und unterhalb des Maximums (+ 25°) durchaus nicht alle gleich, sondern es tritt bei 10° ein ausgesprochenes Optimum auf, insofern als da in der Zeiteinheit vielmehr Kristalle entstehen, als bei anderen Temperaturen.

Für die Temperatur konnten wir nachweisen, daß sie verschiedene Prozesse an einem Organismus in ganz verschiedener Weise beeinflußt; wir erhielten eine andere Abhängigkeitskurve für die Assimilation als für die Atmung oder für das Wachstum. Wir werden nicht daran zweifeln, daß für andere formale Bedingungen das gleiche gilt. Noch viel größer sind natürlich die Unterschiede für differente Organismen. Wenn wir uns da auf die Betrachtung der Abhängigkeit der Reizbewegungen vom Sauerstoff beschränken, so können wir uns nicht wundern, wenn etwa typische Anaerobionten gar keinen Sauerstoff brauchen, oder sogar bei seiner Gegenwart in eine Starre verfallen, während Aerobionten i. a. bei seiner Abwesenheit starr werden. In hohem Grade auffallend ist es aber, daß auch die echten Aerobionten bezüglich der Lage des Sauerstoffminimums so große Differenzen an den Tag legen, wie das Correns (1892) konstatiert hat, der für die haptotropische Bewegung bei Passiflora mindestens 6 Proz. der normalen Menge von Sauerstoff in der Luft nötig fand, indes die Stoßreizbewegungen der Mimose und die Bewegungen des Drosera-Tentakels ohne Sauerstoff sich vollziehen konnten. Aber auch die verschiedenen Partialvorgänge einer einzelnen Reizbewegung haben wieder ein ungleiches Abhängigkeitsverhältnis von äußeren formalen Bedingungen. Dieser Umstand erlaubte uns in gewissen Fällen, in denen andere Kriterien versagten, die einzelnen Phasen: die Perzeption, die Leitung, die Reaktion zu unterscheiden (vgl. S. 544). So gelingt es z. B. durch Verwendung von Chloroform die geotropische Reaktion aufzuheben, während die Perzeption nachweislich weiter besteht, und in anderen Fällen kann durch dasselbe Anästheticum gerade umgekehrt die Reizperzeption aufgehoben werden, ohne daß die Beweglichkeit in nennenswerter Weise alteriert wird (vgl. Rothert 1903).

Zum Schluß werfen wir die Frage auf: wie wirken eigentlich die formalen Bedingungen? Wirken sie vermöge der ihnen innewohnenden Energie oder wirken sie auslösend? In weitaus den meisten Fällen können wir eine exakte Antwort auf diese Frage nicht geben; sicher ist aber, daß z. B. gewisse unentbehrliche Stoffe, weil sie die Betriebsenergie oder das Baumaterial liefern, energetisch wirken, während die Temperatur und überhaupt die Mehrzahl der formalen Bedingungen zweifellos nur als auslösende Faktoren in Betracht kommen. Unter diesen Umständen frägt es sich, wie wir die formalen Bedingungen von den „speziellen Reizen“ unterscheiden können. In manchen Fällen läßt sich ein solcher Unterschied tatsächlich durchführen, nämlich dann, wenn die formale Bedingung als genereller Reiz für zahlreiche oder alle Lebensvorgänge in Betracht kommt, wie z. B. die Temperatur, und wenn der schlechtweg als „Reiz“ bezeichnete Faktor als Ursache einer einzigen Veränderung, eben der Reizbewegung, erwiesen werden kann. Anderwärts ist aber eine solche Unterscheidung

gar nicht möglich, und es kann namentlich bei gleichzeitiger Einwirkung vieler Faktoren durchaus zweifelhaft sein, welche von ihnen man als formale Bedingungen, welche als spezifische Reize zu betrachten hat. Ein Beispiel mag das näher erläutern! Wir erinnern uns, daß eine Seitenwurzel im Dunkeln eine andere geotropische Ruhelage einnimmt als am Licht. Kultivieren wir nun die Wurzel zunächst auf dem Klinostaten und lassen sie dann eine geotropische Krümmung ausführen, so müssen wir wohl die Schwerkraft als Reiz betrachten und sagen, daß der Erfolg dieses Reizes, je nachdem er auf die beleuchtete oder die verdunkelte Wurzel wirkt, ein verschiedener sei. Lassen wir aber die Wurzel im Dunkeln in ihre geotropische Ruhelage gelangen und beleuchten sie dann, so wird man das Licht als den Reiz für die eintretende Krümmung betrachten müssen. Aehnliche Vorkommnisse sind aber außerordentlich häufig.

Wenn wir uns die formalen Bedingungen alle etwa in optimaler Intensität gegeben denken und dafür sorgen, daß sie für längere Zeit konstant erhalten bleiben, und daß andere Einwirkungen von außen her ganz vermieden sind, dann können die bisher studierten Reizbewegungen nicht eintreten. Es wäre aber ein großer Irrtum zu glauben, die Pflanze sei unter diesen Umständen bewegungslos. Zunächst ist ja einleuchtend, daß die Bedingungen, die wir hergestellt haben, auch für das Wachstum günstig sind, und mit jedem Wachstum ist notwendig Bewegung gegeben. Wenn nun auch viele Pflanzenorgane unter gleichförmigen Außenbedingungen ein mehr oder minder geradliniges Wachstum zeigen, so führen doch andere Organe auch ohne spezielle äußere Reize Wachstumskrümmungen aus, die den bisher studierten „Reizkrümmungen“ sehr ähnlich sehen. Aber auch die Variationskrümmungen stehen beim Fehlen der speziellen Krümmungsreize nicht allgemein still. Wachstums- und Variationsbewegungen, die nicht auf bestimmte äußere Reizursachen zurückgeführt werden können, die aber ganz in der gleichen Weise wie die Reizbewegungen von den formalen Bedingungen abhängig sind, nennt man autonome oder spontane Bewegungen. Jede Bewegung muß aber natürlich ihre Ursache haben, und der Ausdruck „spontan“ ist durchaus nicht etwa mit „ursachelos“ synonym. Wenn nun äußere Ursachen für diese Bewegungen bestimmt nicht existieren, so müssen wir eben innere annehmen. Ueberlegen wir uns, worin die inneren Ursachen etwa bestehen könnten, so wird es uns im höchsten Grade wahrscheinlich dünken, daß es sich da um Veränderungen handeln dürfte, die nicht energetisch, sondern auslösend wirken. Mit anderen Worten die spontanen Bewegungen wären ebenfalls als Reizbewegungen zu betrachten, aber die Reize sind bei ihnen keine äußeren, sondern innere und unbekannte. Wenn man den spontanen Bewegungen die bisher studierten als induzierte, d. h. von „Reizen induzierte“ gegenüberstellt, so trifft also wahrscheinlich diese Bezeichnung den Kern der Sache durchaus nicht. Wir können es nicht beweisen, aber es ist uns doch sehr wahrscheinlich, daß die autonomen Bewegungen ebenfalls induzierte, aber durch innere Reize induzierte Erscheinungen sind. Unsere Aufgabe wird es nun sein, diese autonomen Bewegungen kennen zu lernen. Wie bemerkt, kann man auch bei ihnen je nach den Mitteln der Ausführung Variations- und Nutationsbewegungen unterscheiden.

Bei Besprechung der nyktitropischen Gelenkbewegungen haben wir gesehen, daß diese periodischen Schwingungen auch bei konstanter Temperatur im dunkeln Raum sich noch eine zeitlang ungefähr in der Tagesperiode fortsetzen; da sehen wir dann Nachwirkungsbewegungen, die man mit autonomen Schwingungen nicht verwechseln darf. Sehr deutlich sind sie z. B. bei Mimosa und Acacia, aber sie kommen durchaus nicht allen mit Gelenk versehenen Blättern zu. Wenn wir etwa Kleepflanzen im Dunkeln untersuchen, so sehen wir da sehr lebhafte Hin- und Herschwingungen der Blättchen, allein irgendwelche Beziehungen zur Tagesperiode sind nicht zu entdecken (Pfeffer 1875). Hier haben wir also echte autonome Bewegungen vor uns und zwar autonome periodische Bewegungen. Sie fehlen am Licht durchaus nicht, nur werden sie da vielfach durch die mit größerem Ausschlag operierenden paratonischen (nyktitropischen) Bewegungen verdeckt. Eine Pflanze, an der sie jederzeit mit großer Deutlichkeit wahrgenommen werden können, ist die Oxalidee Averrhoa bilimbi. Auch bei konstanter Temperatur und Beleuchtung machen ihre Fiederblättchen fortwährend hin- und hergehende Schwingungen (Darwin 1881), indem sie sich plötzlich senken und langsam wieder heben. — Die Untersuchungen Pfeffers (1875) haben gezeigt, daß während der autonomen Bewegungen gerade wie bei den Nachwirkungsbewegungen die Biegungsfestigkeit der Gelenke unverändert bleibt. Man muß also annehmen, daß auf der Konkavseite des Gelenkes die Expansionskraft der Zellen um ebensoviel abnimmt, als sie auf der Konvexseite sich vermehrt.

Averrhoa und die Mehrzahl der nyktitropischen Blätter machen bei ihren autonomen Bewegungen einfache Pendelschwingungen; komplizierter verhält sich das berühmte Desmodium gyrans (Darwin 1881, S. 304). Die Blätter dieser Pflanze (Fig. 161) sind dreiteilig; das Endblättchen ist groß und macht ausgesprochene nyktitropische neben weniger deutlichen autonomen Bewegungen; die zwei kleineren Seitenblättchen entbehren dagegen die nyktitropische Bewegung, machen aber autonome Bewegungen durch, die bei einer gewissen Temperatur (Minimum 22°; Optimum 40°) so rasch werden, daß sie sich bequem mit bloßem Auge verfolgen lassen; in $1^1/_2$ Minuten kann eine Hin- und Herbewegung vollendet sein. Die Expansionsänderung in den Gelenken tritt aber nicht abwechselnd auf einer bestimmten Seite und auf deren Gegenseite ein, sondern sie schreitet im Kreise herum und ergreift eine Längslinie nach der andern. Die Folge davon ist eine Schwingung der Blättchen derart, daß ihre Spitzen ungefähr eine Ellipse durchwandern, deren lange Achse dem Hauptblattstiel parallel verläuft. Die Bewegung ist indes keine gleichförmige, sondern sie erfolgt häufig stoßweise und im ganzen abwärts rascher als aufwärts. Besonders große Stöße entstehen dann, wenn die erstrebte Bewegung durch äußere Widerstände eine zeitlang gehemmt war und so zu Spannungen führt. Nach Stahl (1897) sollen gerade solche Spannungen, die durch Hemmung am Endblatt entstehen, wenn sie sich ausgleichen, eine Erschütterung und damit eine Transpirationssteigerung dieses Endblattes herbeiführen. Ob

Fig. 161. Blatt von Desmodium gyrans. Verkl. Nach Pfeffer aus Detmers Praktikum.

den anderen autonomen Variationsbewegungen ebenfalls eine biologische Bedeutung zukommt, mag dahingestellt sein.

Auch in den Blüten einiger Orchideen und Stylidiaceen kommen auffallende autonome Bewegungen vor, die vielleicht Variationsbewegungen sind. Bei Stylidium adnatum (Gad 1880) ist es die Griffelsäule, die oscilliert, und die sich gelegentlich an ein bestimmtes Perigonblatt so fest anlegt, daß Spannungen entstehen, die schließlich zu einem Losreißen der Griffelsäule von diesem Blatt führen; die dabei eintretende, plötzliche Rückwärtsbewegung der Säule täuscht eine Reizbewegung vor. Unter den Orchideen finden sich oscillierende Bewegungen bei Megaclinium falcatum (Morren 1842); sie werden hier durch einen schmalen Basalteil des Labellums ausgeführt, und über ihre Mechanik ist nichts bekannt. Möglich, daß es sich um Wachstumsbewegungen handelt, jedenfalls werden autonome periodische Bewegungen viel häufiger durch Wachstum vermittelt als durch Turgorschwankung.

Der ganze Verlauf des Wachstums bei konstanten äußeren Bedingungen, also die sog. große Periode (Vorl. 23), kann mit vollem Recht als eine autonome Bewegung bezeichnet werden. Dabei pflegt die Wurzel oder Stengelspitze keine genaue geradlinige Bahn einzuschlagen (Circumnutation; Darwin 1881). Selbst wo das bei oberflächlicher Untersuchung der Fall zu sein scheint, da weist das Mikroskop Ungleichheiten im Längenwachstum verschiedener Längslinien nach, die bald gesetzmäßig, bald ohne erkennbare Regel auftreten (vgl. Fritzsche 1899). In Fig. 162 ist die Bewegung eines Phycomycesköpfchens dargestellt; das mit dem Mikroskop von oben her beobachtet wurde. Während bei geradlinigem Längenwachstum das Köpfchen immer an derselben Stelle des Gesichtsfeldes bleiben müßte, sieht man es in Wirklichkeit bei jeder Ablesung, also jeweils nach $7^1/_2$ Minuten, schon recht beträchtlich verschoben. Aehnliche Kurven erhält man bei entsprechenden Beobachtungen an Keimpflanzen (Zea Mays; Fig. 163). Komplizierter und noch unregelmäßiger werden die Nutationen, wenn mehrere Wachstumszonen zugleich tätig sind, wie das bei vielen höheren Pflanzen zutrifft. Sehr auffallend sind z. B. die Krümmungen an Yucca-Infloreszenzen, die oft während der Entfaltung geradezu pathologisch aussehen, aber schließlich doch ganz normal gerade gestreckt sind. Die Fig. 164 gibt ein Bild dieser Veränderungen. Auch an den Zellfäden der Zygnemaceen können durch ungleiches Wachstum Krümmungen zustande kommen, die sich fortwährend ändern, und die den Fäden eine gewisse Ortveränderung gestatten; die Fig. 165 stellt einen Faden von Spirogya in kurz aufeinander-

Fig. 162. Projektionskurve von Phycomyces nitens nach Fritzsche 1899. Vergr. 200.

Fig. 163. Projektionskurve von Zea Mays, nach Fritzsche 1899. Vergr. 10.

folgenden Momenten dar (vgl. auch E. Winkler 1902). — Es kann nicht unsere Aufgabe sein, alle die Einzelfälle von autonomen Nuta-

Fig. 164. Yucca filamentosa. Zwei Blütenstengel. *I* 27. Mai 1900; 12 h. *II* 28. Mai; 9 h 30 a. m. *III* 28. Mai; 2 h 30 p. m. Nach einer photographischen Aufnahme. Verkleinert.

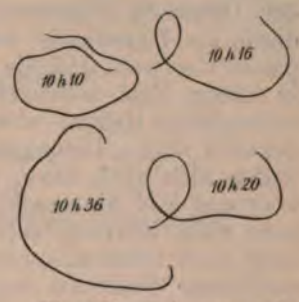


Fig. 165. Spirogyra princeps. Ein Zellfaden in kurzen Intervallen aufgenommen. Nach Hofmeister 1874.

tionen, die in der Litteratur beschrieben sind, hier aufzuzählen, wir beschränken uns im folgenden auf die Anführung einiger Beispiele von besonders regelmäßigen Nutationen.

Am bekanntesten ist die rotierende Nutation (Noll 1885, Wortmann 1887), bei der das schief oder horizontal stehende Ende der Pflanze in Kreisen oder Ellipsen herumgeführt wird. Diese Bewegung entspricht vollkommen der von Desmodium, aber sie kommt dadurch zustande, daß eine bestimmte Flanke stärker wächst als die anderen, und daß dieses stärkere Wachstum in regelmäßiger Succession immer neue Seitenlinien ergreift. Die rotierende Nutation gleicht also rein äußerlich vollkommen der Bewegung des Gipfels von Schlingpflanzen, und wie bei diesen findet gleichzeitig eine Drehung des Sproßendes um seine Längsachse statt, wodurch Torsionen vermieden werden. Der Unterschied gegenüber den Windepflanzen liegt aber darin, daß dort die Schwerkraft beteiligt ist, während wir es jetzt mit rein autonomen Bewegungen zu tun haben. Sie finden sich zumal an den Ranken sehr ausgesprochen vor und haben hier offenbar auch eine große Wichtigkeit, indem sie das Auffinden der Stütze erleichtern. Allein auch anderwärts kommt rotierende Nutation vor, z. B. bei vielen Keimpflanzen, bei Stolonen etc., und sie geht hier, wenn die Ellipse schmäler wird, in die pendelnde Nutation über, die besonders gut bei Allium scorodoprasum zu sehen ist. Genauere Beobachtung zeigt freilich, daß bei pendelnder Nutation die Schwingungen durchaus nicht immer in einer Ebene bleiben, wie auch bei rotierender Nutation keineswegs immer Kreise oder Ellipsen gezeichnet werden. Somit ist irgend eine Grenze zwischen diesen beiden Formen der Nutation nicht zu ziehen.

Das gilt auch für eine weitere Unterscheidung, die man zwischen periodischen und ephemeren Nutationen gemacht hat. Typische einmalige oder ephemere Nutationen treffen wir bei zahlreichen Organen, die bei ihrer ersten Anlage gekrümmt sind, und sich später gerade strecken. So zeigen schon am Embryo die Kotyledonen, das Hypo-

kotyl und die Wurzel häufig eigenartige, und für die betreffende Sippe charakteristische Krümmungen, die durchaus autonom zu sein scheinen. Bekannt sind ferner die Krümmungen jugendlicher Teile in der Knospe. So sind Staubgefäße, Blüten- und Laubblätter sehr häufig durch verstärktes Wachstum auf der Unterseite (Hyponastie) eingekrümmt und strecken sich später durch vermehrtes Wachstum der Oberseite (Epinastie) gerade. Die „Knospe" kommt ja eben durch die Hyponastie von Blattorganen zustande. Gar nicht selten passiert es nun, daß die epinastische Ausbreitung eines Blattes nicht in einem Zug vollendet wird, sondern daß stärkere Senkung mit schwächerer Hebung abwechselt, womit dann ja periodische Nutationen gegeben sind. Uebergänge von ephemerer zu periodischer Nutation finden sich auch dann, wenn das epinastische Wachstum sozusagen über das Ziel hinausschießt, wenn also z. B. die in der Knospenlage nach oben konvergierenden Blättchen von Aesculus bei der Entfaltung nach unten zusammen neigen und dann erst durch erneutes hyponastisches Wachstum ungefähr horizontal ausgebreitet werden. Epinastie und Hyponastie wirken also neben Diageotropismus und Diaheliotropismus mit bei der Herstellung der definitiven Lage dorsiventraler Organe; sie unterstützen dabei vielfach die äußeren Faktoren, oder sie arbeiten diesen auch entgegen. Näher können wir auf diese Wirkungen der Epi- und Hyponastie nicht eingehen, die besonders noch dadurch kompliziert werden, daß es neben autonomen auch induzierte Nastien (z. B. Photonastie) gibt.

Eigenartige Nutationen finden sich an den Blättern der Farne und auch an anderen Blättern mit lang andauerndem Spitzenwachstum (z. B. Drosophyllum; vgl. GOEBEL, Organographie, S. 508, Fig. 336). Solche Organe sind an der Spitze schneckenförmig eingerollt. Bei den Farnen ist diese Einrollung eine hyponastische, und wenn sich dieselbe bei der Streckung ausgleicht, so pflegt ihr eine weniger intensive epinastische Krümmung zu folgen, bevor die definitive Geradestreckung eintritt. Aehnlich verhält es sich mit der Nutation zahlreicher Keimpflanzen, die auf der stärkeren Verlängerung einer bestimmten Seite des Keimsprosses beruht, die man gewöhnlich als die hintere Seite bezeichnet; auch hier folgt auf die eingekrümmte Spitze in der Zone maximalen Wachstums eine zweite Krümmung, die der Spitzenkrümmung entgegengesetzt verläuft. WIESNER (1878) spricht in diesem Fall von „undulierender" Nutation, von „einfacher" Nutation aber dann, wenn der Sproßteil hinter dem hakenförmig gekrümmten Ende sofort gerade ist (Linum).

Neben autonomen Krümmungen in der Ebene finden sich auch solche im Raum, Torsionen und Windungen. Beispiele liefern u. a.: die Blütenstiele von Vallisneria und manchen Cyclamenarten nach der Befruchtung; die Blätter der in den Gärten als Juncus spiralis bezeichneten Juncusrassen, ferner die Blätter von Typha und manchen anderen schmalblättrigen Monokotylen, das Labellum von Himantoglossum, die Internodien von Chara, endlich die schon früher besprochenen Alterseinrollungen der Ranken. Wir müssen uns auf eine Erwähnung dieser Vorkommnisse beschränken, da dieselben anscheinend noch nicht genauer studiert sind. Für manche ist es darum auch nicht unwahrscheinlich, daß sie später einmal von den autonomen zu den induzierten Bewegungen gestellt werden müssen, wie das z. B. für die nickende Blütenknospe bei Papaver und die Sproßgipfel von

Ampelopsis schon jetzt nötig ist; dieses Nicken würde man nach der Aehnlichkeit mit Keimsproßnutationen für autonom halten, wenn nicht Voechting (1882) und Scholtz (1892) gezeigt hätten, daß es auf positivem Geotropismus beruht.

Blicken wir zurück, so sehen wir in den autonomen Bewegungen Erscheinungen, die dem Physiologen bis jetzt nur wenig Freude machen, und die auch biologisch nur z. T. verständlich sind. Das mag die Kürze ihrer Behandlung rechtfertigen.

Literatur zu Vorlesung 41.

Correns. 1892. Flora **75**, 87.
Czapek. 1898. Jahrb. wiss. Bot. **32**, 175.
Darwin. 1881. Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen (Carus). Stuttgart.
Errera. 1896. L'optimum (Revue Univ. Bruxelles **1**).
— 1900. Génération spontan. (Revue Univ. Bruxelles **5**).
Fritzsche. 1899. Beeinfl. d. Circumnutation d. versch. Einfl. Diss. Leipzig.
Gad. 1880. Bot. Ztg. **38**, 216.
Hofmeister. 1874. Württemb. naturw. Jahreshefte.
Morren. 1842. Mém. Acad. Bruxelles **15**.
Noll. 1885. Bot. Ztg. **43**, 664.
— 1892. Heterogene Induction. Leipzig.
Pfeffer. 1875. Periodische Bewegungen. Leipzig.
— 1893. Reizbarkeit d. Pfl. (Gesellsch. d. Naturf. u. Aerzte. Verhandlungen).
Rothert. 1903. Jahrb. wiss. Bot. **39**, 1.
Scholz. 1892. Cohns Beitr. z. Biolog. **5**, 373.
Stahl. 1897. Bot. Ztg. **55**, 71.
Tamman. 1898. Zit. nach Errera 1900.
Voechting. 1882. Bew. d. Blüten u. Früchte. Bonn.
Wiesner. 1878. Sitzungsber. Wiener Akad. **77**, I. Abt.
Winkler, E. 1902. Krümmungsbewegungen von Spirogyra. Diss. Leipzig.
Wortmann. 1887. Bot. Ztg. **45**, 49.

Vorlesung 42.

Autonome lokomotorische Bewegungen.

An die bisher ausschließlich behandelten Bewegungen der festgewachsenen Pflanze haben wir nun zum Schluß noch diejenigen solcher Pflanzen oder Pflanzenteile anzureihen, die zu freier Ortsveränderung befähigt sind. Auf den ersten Blick scheint es sich bei solchen Lokomotionen um total andere Erscheinungen zu handeln, als wir bisher zu untersuchen hatten. Eingehendes Studium zeigt aber, daß nur die Reaktionsweise, also eben die freie Ortsveränderung, und die Organe, durch welche diese vermittelt wird, für uns neu sind. Dagegen sind die allgemeinen und die speziellen Bedingungen, unter denen Lokomotion stattfindet im wesentlichen die gleichen, die uns bei Wachstums- und Bewegungserscheinungen bisher entgegengetreten sind. Und wenn äußere Reize einen Einfluß auf die Richtung der Bewegung gewinnen, so handelt es sich da wieder um dieselben Imponderabilien und Ponderabilien, die wir bei den höheren Pflanzen besprochen haben. Dementsprechend hätte es manches für sich gehabt, die Ortsbewegungen zugleich mit den Krümmungsbewegungen zu behandeln. Bei der hier durchgeführten Trennung muß also von

vornherein auf die zahlreichen Analogien, die zwischen beiderlei Erscheinungen bestehen, hingewiesen werden; diese werden uns auch weiterhin noch häufig genug auffallen.

Zunächst besprechen wir im Anschluß an die zuletzt studierten autonomen Krümmungsbewegungen die autonomen lokomotorischen Bewegungen; erst in der nächsten Vorlesung gehen wir auf die induzierten ein.

Autonome Ortsveränderungen treten uns im Protoplasma der Zellen fast bei allen Pflanzen entgegen; sie sind hier naturgemäß durch die starre Zellhaut begrenzt. Bei vielen niederen Organismen dagegen finden sich im Prinzip unbegrenzte Ortsveränderungen, wenn diese Organismen entweder die Fähigkeit haben, auf einem festen Substrat zu kriechen oder im Wasser zu schwimmen. Mit dem letzteren Fall beginnen wir. Schwimmbewegungen finden sich bei manchen Flagellaten, also niedersten Organismen, die mit gleichem Recht zum Pflanzen- wie zum Tierreich gestellt werden können, zeitlebens. Bei den Algen, Pilzen und Bakterien bekommen gewisse Zellen wenigstens vorübergehend die Befähigung zum Schwimmen; es sind die sog. Schwärmsporen oder Schwärmer, die eine vegetative Vermehrung und vor allen Dingen eine räumliche Verbreitung der betreffenden Spezies herbeiführen. Außerdem aber sind auch die Geschlechtszellen vielfach zum Schwimmen organisiert, und zwar bei niederen Formen beide Geschlechter, bei weiter differenzierten nur das eine, nämlich das männliche Geschlecht. Die Beweglichkeit dieser Spermatozoiden findet sich dann nicht nur bei Moosen und Farnen, sondern sie ist sogar noch bei den Gymnospermen mit größerer oder geringerer Deutlichkeit erhalten. Alle diese beweglichen Formen haben, ob sie mit Membran umgeben sind (Bakterien, Flagellaten) oder nicht (Schwärmsporen, Spermatozoiden), besondere fadenförmige Anhängsel (Geißeln oder Cilien). Diese ermöglichen eine Bewegung, indem sie durch plötzliche Einkrümmung das Wasser zurückschlagen und so den Organismus ähnlich vorwärts treiben, wie das Ruder ein Schiff bewegt. Sie entspringen aus der Hautschicht des Protoplasmas und bestehen selbst aus Protoplasma; um wirken zu können, müssen sie an Wasser grenzen, also eventuell durch Poren der Membran austreten. Aenderungen der Gestalt kommen im allgemeinen bei der Schwimmbewegung nicht in Betracht.

Als Typus solcher durch Vermittelung von Cilien schwimmender Organismen betrachten wir zunächst die Schwärmsporen der Algen Nägeli (1860). Es sind nackte, meist zu mehreren in einer Mutterzelle entstandene Gebilde, die alle wesentlichen Bestandteile der Zelle aufweisen, also Protoplasma, Kern und außerdem Chloropasten. Sie sind wohl immer längsgestreckt, oval oder birnförmig, stets deutlich polar, aber durchaus nicht immer radiär zu ihrer Längsachse gebaut. Der eine Pol, der bei der Bewegung vorausgeht, ist gewöhnlich chlorophyllfrei, an ihm finden sich vielfach an der Spitze, nicht selten aber auch mehr zur Seite zwei, vier, manchmal auch viele Cilien. Das Hinterende ist gewöhnlich mehr abgerundet als das Vorderende und durch die Chloroplasten gefärbt. Die Bewegung ist nun deshalb keine einfache, weil sie nicht nur in einem Vorrücken in der Richtung der Längsachse besteht, sondern gleichzeitig in einer Drehung um diese. So wenigstens in gewissen Fällen; in anderen wird die Sache noch komplizierter. Es kann nämlich die Vorwärtsbewegung, anstatt

geradlinig, auch in einer langgedehnten Schraubenlinie erfolgen, und es entspricht dann einer Drehung um die Achse ein Umlauf in dieser Schraube; die Achse des Schwärmers ist dabei parallel der Achse der Schraubenbahn gestellt. Endlich gibt es noch eine dritte Art von Bewegung, wenn nämlich das Vorderende der Schwärmspore in einer Schraubenlinie, das Hinterende in einer geraden Linie vorwärts schreitet. Ohne äußere Hindernisse, die in rein mechanischen Verhältnissen oder in Reizen bestehen können, verfolgt die Schwärmspore die Richtung, die sie eingeschlagen hat, immer weiter und legt so meistens ungefähr einen geraden Weg zurück; einzelne Schwärmer scheinen aber immer in gebogener oder gar in unregelmäßiger Bahn zu schwimmen.

Trifft eine Schwärmspore auf ein mechanisches Hindernis, so kann sie, ohne von der Stelle zu kommen, die drehende Bewegung fortsetzen, häufig prallt sie aber zurück oder bewegt sich auch unter einer Achsendrehung, die zu der bisherigen gegenläufig ist, rückwärts. In diesem Fall geht also das Hinterende bei der Bewegung voran; nach kurzer Zeit schwimmt aber die Schwärmspore wieder vorwärts. Vom Fall der Rückwärtsbewegung abgesehen, pflegt die Drehungsrichtung nur bei einzelnen schwimmenden Pflanzen zu wechseln, bei der Mehrzahl ist sie konstant, und ihr Sinn ist für die betreffenden Spezies charakteristisch. — Alle diese Erscheinungen lassen sich an den Schwärmern nur dann gut beobachten, wenn man ihre Bewegung verlangsamt; dies geschieht am einfachsten dadurch, daß man das Kulturwasser durch Gummilösung ersetzt. Die absolute Geschwindigkeit der Schwärmer, die übrigens sehr von gewissen Außenbedingungen abhängt, ist keine sehr große; sie scheint nur unter dem Mikroskop oft sehr beträchtlich, weil wir da den Weg vergrößert sehen. Am geschwindesten bewegen sich wohl die Schwärmer von Fuligo varians (Hofmeister 1867), die in einer Sekunde fast einen Millimeter zurücklegen; als schon recht ansehnliche Geschwindigkeit betrachtet man die der Ulvaschwärmer (0,15 mm in der Sekunde; Strasburger 1878); sehr viel langsamer bewegen sich dann z. B. die Spermatozoiden der Farne (0,015 bis 0,030 mm in der Sekunde; Pfeffer 1884).

Die eben genannten Samenfäden der Farne, die uns in der nächsten Vorlesung noch ausführlich beschäftigen werden, weichen nur in ihrer Form, nicht in der Bewegung von den Algenschwärmern ab. Sie sind korkzieherartig gewunden (Fig. 107, S. 439); ihre zwei bis vier Windungen werden nach hinten zu größer und zugleich dicker. Die Cilien sind an den engeren, vorderen Windungen inseriert. Eine Gestaltsänderung während der Bewegung findet auch hier nicht statt.

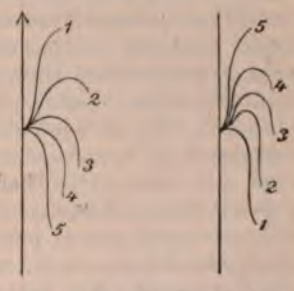


Fig. 166. Bewegung einer einzelnen Wimper eines ciliaten Infusors. Aus Verworn, Allg. Physiologie, Jena 1901.

Daß die Cilien die Ursache der Bewegung sind, läßt sich leicht nachweisen. Wird z. B. eine Schwärmspore in zwei Teile geteilt, so bewegt sich nur der cilientragende Teil weiter. Gelingt es, durch mechanische Einflüsse die Cilien zu entfernen, so hört alle Bewegung auf, und der Körper des Schwärmers sinkt zu Boden. Wie die Cilien die Vorwärtsbewegung und zugleich

die Drehung rein mechanisch bewerkstelligen, ist noch nicht näher untersucht, man wird aber kaum fehl gehen, wenn man annimmt, daß die Schläge der Cilien sich in ähnlicher Weise vollziehen, wie das Fig. 166 von einem ciliaten Infusor (nach VERWORN 1901) zeigt. Es gibt hier die Pfeilspitze die Richtung an, in der sich das Tier vorwärts bewegt, und der eine Progression bewirkende Cilienschlag ist in *A* in mehreren aufeinanderfolgenden Momenten dargestellt. Die Rückkehr (*B*) in die Anfangsstellung erfolgt unter Ausführung anderer Krümmungen und zugleich viel langsamer als der Schlag, sonst wäre ja eine Vorwärtsbewegung nicht möglich. Die Drehung kommt wohl dadurch zustande, daß die Einkrümmung nicht in einer Ebene erfolgt. Wenn mehrere oder viele Cilien zugleich eine Schwärmspore vorwärts treiben (Oedogonium und besonders Vaucheria), dann müssen diese im gleichen Tempo schlagen, wenn die Bewegungen nicht ganz unregelmäßig werden sollen.

Außer Schwimmbewegungen treten bei niederen Organismen auch Kriechbewegungen auf, die also ein mindestens partielles Festkleben des Organismus am Substrat erfordern. Gewisse Kriechbewegungen kommen nun offenbar durch Ausscheidung von Schleim zustande (Desmidieen [STAHL 1880, ADERHOLD 1888], Oscillarien [CORRENS 1897] und wohl auch Diatomeen [O. MÜLLER 1897; vgl. aber auch LAUTERBORN 1896 und SCHÜTT 1899]). Sehen wir von diesen Bewegungen hier ab, weil sie doch noch nicht eingehend physiologisch erforscht sind, so bleibt uns noch die Ortsveränderung nackter Protoplasmamassen, die unter Gestaltsveränderung auf dem Substrat kriechen, zu besprechen. Diese Form ist unter dem Namen „amöboide Bewegung" bekannt, weil sie zuerst an Amöben genauer studiert wurde; im Pflanzenreich findet sie sich fast nur bei den Schleimpilzen (Myxomyceten). Die aus der Spore hervorgehenden Schwärmer bewegen sich hier teils amöboid, teils auch mit Hilfe einer Geißel; später verschmelzen viele von ihnen zu einem sog. Plasmodium, das dann die amöboide Bewegung noch fortsetzt, bis es zur Fruktifikation übergeht. Wegen ihrer recht beträchtlichen Größe eignen sich die Plasmodien ganz besonders zur Beobachtung der Bewegung, die hier vielfach ohne weitere optische Hilfsmittel wahrgenommen werden kann. Man findet solche Plasmodien, besonders die der Physareen (Fig. 167), auf faulendem Laub, auf alter Lohe in Form reich verzweigter, netzförmig verbundener Fäden von sehr verschiedener Dicke, so daß die feineren Anastomosen des Netzes nur mit dem Mikroskop wahrgenommen werden können. De BARY (1864, S. 37) entwirft von ihrem Aussehen und ihren Bewegungen folgendes Bild: „An einer Stelle, der „Vorderseite" des Plasmodiums, sind die Hauptäste besonders reich verzweigt, die Zweige mit angeschwollenen Enden versehen, fächerförmig auf dem Substrat ausgebreitet und durch besonders reichliche Anastomosen verbunden. Die einzelnen Zweige und Anastomosen des reichmaschigen Netzes, welches die Vorderseite hierdurch bildet, sind dabei entweder dick, halb oder ganz zylindrisch mit kolbig angeschwollenen und oft lappig eingeschnittenen Enden; oder sie sind flach ausgebreitet, so daß das Vorderende eine dünne siebartig durchlöcherte Platte darstellt, deren Rand gekerbt und meist etwas gewulstet ist, und welche von den stärkeren Zweigen, wie von angeschwollenen Venen, durchzogen wird, vergleichbar einem Mesenterium mit seinem Gefäßsystem." „Die Plas-

modien sind von weicher Konsistenz, sie lassen sich mit dem Finger sehr leicht zu einem schleimigen Brei verstreichen, sind aber doch fest genug, um bei Durchschneidung mit einem scharfen Messer meistens ebene Schnittflächen zu zeigen. Dem natürlichen Substrat haften sie meistens fest an, unter Wasser lassen sich jedoch ziemlich große Stücke unversehrt ablösen, als sehr weiche, biegsame, keineswegs jedoch etwa flüssige und abtropfende Körper."

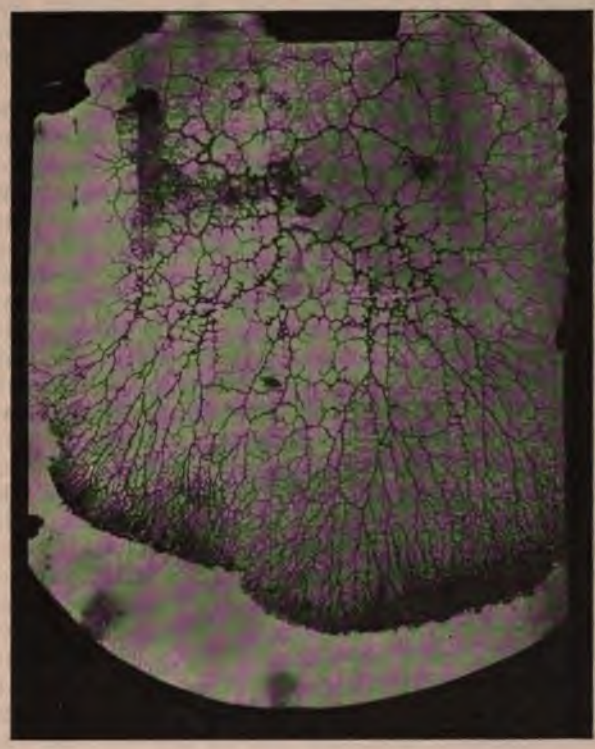


Fig. 167. Plasmodium von Fuligo varians auf Filtrierpapier kriechend. Photographische Aufnahme. Etwas verkleinert.

„Schon mit bloßem Auge bemerkt man, daß die Plasmodien fortwährend ihre Form verändern, indem neue Verzweigungen ausgetrieben, andere allmählich eingezogen werden, und daß das Ganze sich hierbei kriechend fortbewegt." Weit deutlicher aber tritt das unter dem Mikroskop hervor. „Die Hauptäste nehmen in stetem Wechsel an Dicke zu und wieder ab, hier und da erscheint an ihrer Oberfläche eine erst flache Hervorragung, welche sich langsam oder plötzlich zu einem neuen Ast ausstreckt, während andrerseits Aeste kleiner werden und allmählich in den Hauptstamm zurückfließen. Hier sieht man zwei Aeste gegeneinander wachsen; ihre Enden berühren sich und sind im nächsten Augenblick zu einer Anastomose ihrer Hauptstämme verschmolzen. Dort wird eine Anastomose an irgend einem Punkte flach eingeschnürt, bis auf einen dünnen, fadenförmigen Verbindungsstrang; dieser zerreißt, die Anastomose ist in zwei Aeste getrennt, welche langsam in ihre Stämme zurückfließen. Weit lebhafter als an den stärkeren Aesten treten diese Bewegungen hervor an den mikroskopischen Zweiglein; diese werden in unaufhörlichem Wechsel ausgetrieben und wieder eingezogen, feinen Tentakeln vergleichbar; man sieht sie fort und fort die Form ändern, Zweige treiben und wieder einziehen, Anastomosen bilden und wieder lösen, manchmal aber auch zu größeren Dimensionen anschwellen und allmählich die Eigenschaften stärkerer Hauptäste annehmen. — Der

Wechsel der Bewegungen ist an allen Teilen des Plasmodiums zu beobachten; doch bemerkt man leicht, daß er an dem Vorderende lebhafter als am entgegengesetzten Ende ist, und daß an ersterem vorzugsweise ein Austreiben neuer, an letzterem vorwiegend ein Eingezogenwerden vorhandener Aeste stattfindet. Hierdurch kommt die kriechende Fortbewegung des Plasmodiums zustande." Die Richtung desselben wechselt nicht selten.

Neben dieser Aenderung der äußeren Form und der damit verbundenen Ortsveränderung des ganzen Plasmodiums bemerkt man auch im Innern lebhafte Bewegung. Es besteht nämlich das Plasmodium aus einer farblosen, wasserhellen Grundsubstanz, dem Protoplasma, und in dieser sind zahlreiche Körnchen, teils kohlensaurer Kalk, teils Farbstoffe eingelagert. Die strömende Bewegung des Protoplasmas wird durch solche Körnchen, die passiv mitgerissen werden, leicht sichtbar. So bemerkt man zunächst in jedem Ast eine lebhafte Strömung im Zentrum; die Peripherie dagegen ist in Ruhe, und zwar sowohl ganz außen, wo sie nur aus hyalinem Plasma besteht, als auch gewöhnlich noch etwas weiter innen, wo schon Körnchen sind. Die Bewegung vollzieht sich anscheinend wie in einem Kanal, und sie erfolgt für einige Zeit in einer bestimmten Richtung, um später in die entgegengesetzte umzuschlagen. In den hautartigen Ausbreitungen bemerkt man meistens zahlreiche Ströme, und nicht selten verlaufen die benachbarten in entgegengesetzten Richtungen; hier sieht man auch häufig eine zuvor ruhende Stelle in Bewegung übergehen, woraus sich entnehmen läßt, daß vorgebildete Kanäle, in denen die Strömung erfolgt, nicht existieren. Noch deutlicher wird das, wenn man beobachtet, wie eine Strömung sich seitlich verbreitert, also die bisherige anscheinend feste Wand des Kanals flüssig wird und sich bewegt. In lebhaft vorrückende Enden der Aeste sieht man stets einen starken Körnerstrom eindringen, so daß es oft den Anschein hat, als würde durch diesen Strom die Fortbewegung des Zweigendes bewirkt. Kleinere Prominenzen bestehen aber sehr häufig nur aus hyalinem Protoplasma ohne alle Körner, so daß der Zusammenhang zwischen der inneren Körnerbewegung und der äußeren Umrißänderung zweifelhaft wird.

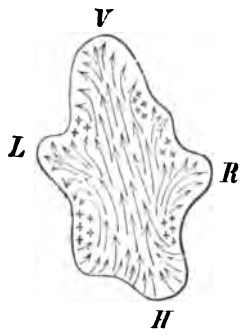


Fig. 168. Bewegung einer Amöbe. Die Pfeile deuten Richtung und Stärke der Strömung an, die Kreuze die ruhenden Stellen. Aus „Bonner Lehrbuch".

In der einfachsten Gestalt tritt uns die amöboide Bewegung bei gewissen Amöben entgegen. Pelomyxa z. B. besteht aus einem flachen, länglichen Protoplasmaklümpchen, das ohne große Formveränderungen auf der Unterlage vorwärts kriecht. Im Innern sieht man einen einzigen Körnerstrom in der Achse verlaufen und sich am fortschreitenden Ende der Amöbe fontänenartig ausbreiten. Vom Hinterende aus sammeln sich die Ströme im Axialstrom. Eine gürtelförmige Zone, die in Ruhe ist, trennt die vorderen Ausbreitungsströme von den hinteren Sammlungsströmen. Ganz ähnlich verhält sich die Amöbe, die in Fig. 168 dargestellt ist; hier haben wir eine Vorwärtsbewegung nicht nur bei *V*, sondern es werden auch bei *R* und *L* Seitenäste vorgetrieben, es strömt also der Körnerstrom nach drei Richtungen;

eine vierte Strombahn zwischen *V* und *R* wird eben angelegt. Dementsprechend sind fünf Zonen vorhanden, in denen Ruhe herrscht (durch Kreuze bezeichnet).

Die ausführliche Schilderung der amöboiden Bewegung macht uns nun die Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der höheren Pflanzen (vgl. Hofmeister 1867), das von der Zellhaut umgeben ist, leicht verständlich. Wir können dieses sogar direkt mit einem Myxomyceten vergleichen, der in eine Zelle eingeschlossen ist. Stets liegt der Zellwand eine Schicht von Protoplasma an, das bald von geringer, bald von größerer Mächtigkeit ist, und das ruht. Daran schließt sich strömendes Protoplasma, das den Raum zwischen der Vakuole und dem peripheren Plasma einnimmt, und von diesem gehen den Anastomosen und Tentakeln des Plasmodiums vergleichbare Stränge aus, die wie ein Gerüstwerk den Zellsaft durchsetzen und durch fortgesetzte Aenderung von Form und Lage eine Bewegung verraten, die aber durch den beschränkten Raum der Zelle notwendig eng begrenzt ist. Aber wie beim Plasmodium, so sehen wir auch hier Körnchen in den einzelnen Plasmasträngen, sowie im wandständigen Plasmaschlauch in strömender Bewegung. Die Richtung dieser Ströme wechselt wie dort von Zeit zu Zeit, und selbst an dicht benachbarten Stellen eines Stranges verläuft nicht selten die Bewegung in entgegengesetztem Sinne; andernfalls würde es ja zu einer einseitigen Anhäufung der Körnchen kommen.

Neben dieser mehr unregelmäßigen Protoplasmabewegung, die unter dem Namen Zirkulation bekannt ist, unterscheidet man als Rotation eine andere Form. Bei dieser strömt das wandständige Protoplasma — wiederum mit Ausnahme einer peripherischen Schicht von verschiedener Dicke — in einer konstanten Richtung, in einer geschlossenen Bahn; diese pflegt der Längsachse der Zelle entsprechend langgestreckt zu sein; nicht selten weist sie auch, besonders bei sehr langen Zellen, deutliche Drehungen auf. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung ist am größten unmittelbar an der Vakuole, und diese wird passiv in eine gleichsinnige Rotation versetzt. Das beweist nun, daß nicht etwa der Zellsaft, sondern die peripheren Plasmamassen die Rolle, die das Substrat bei den Plasmodien spielt, übernehmen; funktionierte die Vakuole als „Stützpunkt“ für die Bewegung, so müßte in ihr eine Strömung auftreten, die der des Protoplasmas entgegengesetzt verliefe.

Häufig werden durch Rotation wie durch Zirkulation nicht nur kleine leblose Einschlüsse des Protoplasmas in Bewegung versetzt, sondern es werden auch Organe der Zelle, die Zellkerne und die Chlorophyllkörner, passiv zu Ortsveränderungen veranlaßt; diese dürften nicht selten von großer Bedeutung für die Pflanze werden.

Bei der großen Verbreitung der geschilderten Bewegungsformen und bei ihrer offenbaren Wichtigkeit hat es seit langer Zeit nicht an Versuchen gefehlt, ihre Ursachen aufzudecken, und es herrschte meistens das Bestreben, nicht nur die amöboide Bewegung und die offenbar in gewisser Beziehung zu ihr stehenden Rotations- und Zirkulationsströme, sondern auch zugleich die Wimperbewegung und sogar die Muskelbewegung auf das gleiche Prinzip zurückzuführen. Indem man früher vom Muskel und dessen offenkundigen Eigenschaften ausging, wollte man alle diese protoplasmatischen Bewegungen auf eine Kontraktilität der Hautschicht zurückführen. Nachdem das Unhaltbare dieser Auf-

fassung erkannt war, suchte HOFMEISTER (1867) den Grund der Plasmabewegungen in einem Wechsel der Wasseranziehung der kleinsten Plasmateilchen, ENGELMANN (1879) in der Gestaltsveränderung derselben. Alle diese Erklärungsversuche schreiben also dem Protoplasma eine unerklärte Eigenschaft zu, die als gegeben hingenommen wird, obwohl sie nur dem lebendigen Protoplasma, nicht etwa auch leblosen Körpern zukommen soll; sie verlegen also einfach das Rätsel in das Gebiet des Unsichtbaren. Neuere Erklärungen (man vgl. JENSEN 1902), so namentlich die von BERTHOLD (1886), BÜTSCHLI (1892) und QUINCKE (1888) ausgehenden, verdienen mehr Beachtung, weil sie den Versuch machen, die Protoplasmabewegungen auf rein physikalische Ursachen zurückzuführen.

Gemeinsam ist diesen Theorien die Grundannahme, das Protoplasma sei eine Flüssigkeit, seine Normalgestalt sei also eine Kugel. Abweichungen von der Kugelgestalt und ebenso die Bewegungen werden dann aus Aenderungen in der Oberflächenspannung abgeleitet. In der Tat sieht man ja das Protoplasma nach Verwundungen und anderen Schädigungen sich häufig zur Kugel abrunden, und daran, daß gewisse Teile desselben flüssig sind, ist gar nicht zu zweifeln. In der Oberflächenspannung ist also zweifellos ein Prinzip von großer Wichtigkeit erkannt, doch darf man nicht glauben, mit diesem alle Fragen der Plasmabewegung definitiv erledigen zu können. Auch sind die genannten Autoren in den Einzelheiten der Erklärung nichts weniger als einig.

Um wenigstens einen ungefähren Begriff von solchen physikalischen Theorien der Plasmabewegung zu geben, wollen wir die Cilienbewegung und die Strömungen innerhalb der Zelle, da diese größere Schwierigkeiten bieten, ganz beiseite lassen und als Beispiel nur die amöboide Bewegung näher betrachten. Wir können auch von der durch QUINCKE (1888) vertretenen Anschauung absehen, da sie zu spezielle Annahmen macht, die im Organismus zweifellos nicht realisiert sind. So beschränken wir uns also auf die Erklärungen, die BERTHOLD (1886) und BÜTSCHLI (1892) für die Bewegung etwa von Pelomyxa gegeben haben. BERTHOLD vergleicht die Amöbe mit einem Flüssigkeitstropfen, der sich auf einer anderen, nicht mit ihm mischbaren Flüssigkeit oder auf einem festen Körper ausbreitet. Fassen wir den letzteren Fall speziell ins Auge, und denken wir an einen Flüssigkeitstropfen, der auf eine Glasplatte aufgesetzt wird, so hängt die Größe der Ausbreitung in erster Linie von der Oberflächenspannung ab, die zwischen Glas und Flüssigkeit, Glas und Luft, Flüssigkeit und Luft herrscht; diese aber variiert vor allem nach der chemischen Zusammensetzung der Flüssigkeit, ferner z. B. nach der Temperatur. Eine homogene Flüssigkeit wird sich zur Linsenform, also allseits gleichartig ausbreiten; ist das Glas nicht ganz rein, ist die Flüssigkeit inhomogen, oder hat sie an verschiedenen Punkten verschiedene Temperatur, so kommt eine ungleichseitige Ausbreitung zustande, speziell kann auch eine einseitige Ausbreitung stattfinden. Bei den Amöben wird nun durch chemische Differenzen zwischen Vorderende und Hinterende ein polarer Gegensatz geschaffen; nur das Vorderende breitet sich zu einer dünnen, dem Substrat adhärierenden Schicht aus, das Hinterende löst sich mit der Abnahme der Adhäsion vom Substrat los und sucht sich unter dem Einfluß der Oberflächenspannung abzurunden. Die Ausbreitung am Vorderende erfolgt nun nach BERTHOLD „mit einer

gewissen Gewaltsamkeit", das Vorderende wird „ausgezogen, nicht ausgestreckt", und die zur Ausbreitung nötigen Stoffmassen können nur aus den weiter zurückgelegenen Partien des Körpers beschafft werden. „So entsteht infolge einer Saugwirkung der nach vorn gerichtete Zentralstrom. Am Vorderende angelangt, breitet er sich springbrunnenartig aus, weil die Ausbreitung in der Achse des Körpers am intensivsten, seitlich weniger ausgiebig ist". Als weitere bewegende Ursache kommt noch ein Druck von hinten hinzu, der mit dem Abrundungsbestreben des Hinterendes verbunden ist.

Gegen diese Erklärung macht Bütschli zunächst einige physikalische Einwände; er zeigt, daß die Quinckeschen Vorstellungen über Ausbreitung, auf denen Berthold fußt, nicht ganz zutreffen, er leugnet ferner die starke Adhäsion der Amöbe am Vorderende und zeigt, daß die Bertholdsche Hypothese eine Strömung im Innern der Amöbe verlangt, die genau entgegengesetzt verlaufen müßte als die tatsächlich beobachtete. Auf Grund dieser und anderer Einwände hält er die Bertholdsche Ausbreitungstheorie für widerlegt und stellt ihr seine eigene gegenüber. Für ihn ist die Amöbenbewegung eine Emulsionsbewegung, wie er sie besonders an Oeltröpfchen, die einseitig an Seifenlösung grenzen oder an seinen Oelseifenschaumtropfen beobachten kann. Oelseifenschäume kann man sich z. B. in der Weise verschaffen, daß man dickes Olivenöl mit K_2CO_3 verreibt und dann in Wasser bringt. Die anfangs im Oel gelöste Seife geht bald in das Wasser über, das in das Oel hineindiffundiert, und die wässerige Seifenlösung scheidet sich dann in Form feinster Vakuolen in der öligen Grundmasse aus. Nach Bütschlis Forschungen zeigen solche Schäume eine weitgehende Analogie mit dem Protoplasma, an dem er allgemein einen schaumigen Bau feststellen konnte (vgl. aber Fischer 1901). Wenn an einem solchen Schaumtropfen einseitig einige Waben platzen, dann wird das Oel an dieser Stelle mit einer Seifenschicht überzogen sein, und damit sind dieselben Bedingungen gegeben, wie wenn man an einen homogenen Oeltropfen, der im Wasser liegt, einseitig Seifenlösung treten läßt (Fig. 169). Unter diesen Umständen zeigt der Tropfen eine fortschreitende Bewegung im ganzen und Strömungen im Innern, die offenbar ganz frappant an die der Amöbe erinnern.

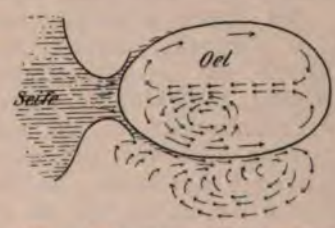


Fig. 169. Oeltropfen in Berührung mit Seifenlösung. Die Pfeile markieren die Strömungen. Nach Bütschli (1892).

Der Erklärung, die Bütschli für diese Phänomene gibt, können wir hier im einzelnen nicht folgen, wir bemerken nur, daß (infolge der Herabsetzung der Oberflächenspannung an der Berührungsstelle mit der Seife) eine Störung im bisherigen Gleichgewichtszustand der Oberflächentension gegeben ist. Wichtig in der Bütschlischen Erklärung ist aber auch der Umstand, daß die stärkste Strömung unmittelbar an der Oberfläche des Oeltropfens verläuft (durch größere Pfeile in der Figur angedeutet), und daß durch diese das umgebende Wasser in eine gleichsinnige Bewegung versetzt wird. Eine nachträgliche Beobachtung an der Amöbe hat jedoch Bütschli darüber belehrt, daß hier der betreffende Flüssigkeitsstrom im Wasser fehlt

oder in entgegengesetzter Richtung verläuft. Er zieht selbst daraus die Konsequenz, daß seine Theorie nicht völlig richtig sein könne.

Aber auch von anderer Seite sind wichtige Einwände gegen die Grundlage sowohl der Bertholdschen wie der Bütschlischen Theorie angeführt worden, und zu diesen wollen wir uns wenden, ohne die Schwierigkeiten zu erwähnen, die Bütschlis Theorie findet, wenn sie die Verhältnisse der Oelschäume auf das Protoplasma übertragen will. Pfeffer (1890) hat darauf hingewiesen, daß zwar das von der Zellhaut umschlossene Plasma gewöhnlich einen flüssigen Aggregatzustand besitzt, daß aber den Plasmodien der Myxomyceten speziell deren ruhender Hautschicht eine recht ansehnliche Kohäsion zukommt. Stärkere Stränge von Chondrioderma konnten mit einem Gewicht bis zu 60 mg pro Quadratmillimeter belastet werden und kehrten nach der Entlastung ohne bleibende Dehnung auf die ursprüngliche Länge zurück. Da offenbar die ruhende Hautschicht so gut wie allein diesen Zug zu tragen hatte, so berechnet Pfeffer für den Quadratmillimeter dieser ein Tragvermögen von 300 mg. Bedenkt man, daß zum Zerreißen eines Bleidrahtes von gleichem Querschnitt etwa 2 kg nötig sind, so sieht man, daß das Myxomycetenprotoplasma ein sehr weicher Körper ist. Die trotzdem nachweisbare Kohäsion zeigt, daß es sich nicht um eine eigentliche Flüssigkeit handeln kann. Die Kohäsion der peripheren Teile ergibt sich auch aus einer Beobachtung Pfeffers (1890), wonach Vakuolen beim Durchströmen durch enge Kanäle des Plasmodiums deformiert werden können.

Bei dieser jedenfalls nennenswerten Kohäsion der Hautschicht ist es durchaus fraglich, ob wir sie als flüssig betrachten und demnach die Gestaltveränderungen an ihr nur auf Oberflächenspannung zurückführen dürfen. Die Annahme, der Aggregatzustand des Protoplasmas sei ein wechselnder und gehe vom halbfesten gelegentlich zum flüssigen über, entspricht am besten unseren gegenwärtigen Kenntnissen. Sollte aber doch die amöboide Bewegung in höherem Grade, als wir zu glauben geneigt sind, durch Oberflächenspannungen bedingt sein, so muß man sich jedenfalls klar machen, daß die nötigen Veränderungen der Spannung zweifellos nicht etwa durch die Umgebung, sondern durch das Protoplasma selbst bedingt sind. Man kann die Umgebung eines Plasmodiums außerordentlich homogen gestalten, und dieses fährt doch fort mit seinen Bewegungen; umgekehrt kann ein ruhendes Plasma unverändert bleiben, auch wenn Veränderungen in seiner Umgebung vorgenommen werden, die wohl geeignet erscheinen, die Oberflächenspannung beträchtlich zu modifizieren (Pfeffer 1890, 275).

Wie die Wachstumserscheinungen, so hängen auch die lokomotorischen Bewegungen vielfach von der Außenwelt ab. Eine Anzahl von äußeren Faktoren sind die notwendigen formalen Bedingungen, ohne welche Lokomotion nicht zustande kommen kann. Dieselben oder andere Faktoren beeinflussen ferner die Richtung der Bewegung. Wir können demnach auch die Lokomotionen in autonome und induzierte trennen.

Unter den formalen Bedingungen der Bewegung steht das Vorhandensein einer gewissen Menge von Wasser obenan. Ganz selbstverständlich ist es, daß Wasser vielfach schon als Medium, in dem die Bewegung erfolgt, nötig ist; außerdem muß aber auch das Protoplasma

einen bestimmten Gehalt an Imbibitionswasser aufweisen, und zwar sowohl das strömende Plasma wie das „schwingende" der Cilien. Durch Plasmolyse kommt freilich eine Rotations- oder Zirkulationsbewegung zunächst wenigstens nicht zum Stillstand, und man erkennt an solchen plasmolysierten Zellen mit besonderer Deutlichkeit das Ruhen der peripheren Massen. Auch die Cilienschwingung dauert an plasmolysierten Bakterien noch fort; nimmt man aber 5—10-proz. Salpeterlösungen zur Plasmolyse, so tritt Starre ein, die man mit A. Fischer (1894, S. 75) als „Trockenstarre" bezeichnen kann, und die nach Wasserzusatz wieder verschwindet. Aehnliche Starrezustände der Geißeln hat Fischer auch durch Einwirkung bestimmter Stoffe, z. B. durch Säuren, ferner bei Mangel an Nährstoffen beobachtet, und, wie nicht anders zu erwarten, wirken Narkotica (z. B. Aether) in der gleichen Weise. Auch für die Plasmabewegung liegen entsprechende Beobachtungen vor: Sistierung durch Narkotica, durch verdünntes Ammoniak etc.

Unter allen stofflichen Einwirkungen ist die des Sauerstoffes vielleicht am interessantesten. In vielen Fällen ist derselbe zur Erzielung der Bewegungsfähigkeit absolut unentbehrlich, doch trifft das nur für aerobiontische Organismen zu. Ausgesprochene Anaerobionten stellen schon bei Gegenwart von Spuren von Sauerstoff ihre Bewegungen ein, während bei fakultativen Anaerobionten die Bewegungen in ganz verschiedenem Grade durch eine Sauerstoffentziehung betroffen werden. Und dabei besteht durchaus kein notwendiger Zusammenhang zwischen der Beeinflussung des Wachstums und derjenigen der Bewegung. Gewisse fakultativ anaerobe Bakterien wachsen nach Ritter (1898) ohne Sauerstoff sehr gut, sie bilden auch Geißeln aus, aber deren Bewegung ist an Zutritt von Sauerstoff gebunden. Andere fakultative Anaerobe bewegen sich wenigstens eine zeitlang o h n e Sauerstoff, und bei guter Ernährung dauert ihre Beweglichkeit sehr viel länger als ohne solche. Zweifellos wird die Energie, die zur Bewegung nötig ist, durch intramolekulare Atmung erworben, und dementsprechend ist die Gegenwart von Zucker zu ihrer Unterhaltung nötig. Nach Celakowski (1898) konnte Pelomyxa 72 Stunden, Oscillarien 24 Stunden, Chara 18 Stunden, Elodea 1—4 Stunden im sauerstofffreien Raum sich bewegen, während z. B. die Plasmabewegung in den Staubfadenhaaren von Tradescantia momentan nach O-entziehung zum Stillstand kommt. Daß aber selbst nahverwandte Organismen sich in dieser Hinsicht recht verschieden verhalten, zeigen die Erfahrungen Kühnes (1898) an mehreren Characeen, von denen einige nur stundenlang, andere wochenlang durch intramolekulare Atmung ihre Bewegung unterhielten. Einige wenige Organismen, z. B. die von Ewart (1897) untersuchten farbstoffbildenden Bakterien, haben die besondere Eigentümlichkeit, Sauerstoff locker zu binden und von dieser Sauerstoffreserve im O-freien Raum Gebrauch zu machen. Ob etwa Thiothrix hier anzuschließen ist (Wille 1902), erscheint fraglich. — Da die Abhängigkeit der Bewegung vom Sauerstoff demnach eine so verschiedene ist, so hat es kein besonderes Interesse, für einzelne Organismen die Grenzen der Sauerstoffpartiärpressung festzustellen, welche eine Bewegung erlauben; es leuchtet ohne weiteres ein, daß für jeden ein bestimmtes Minimum (Clark 1888), Maximum und Optimum existieren muß.

Sehr auffallend ist der Einfluß der Temperatur, und gerade über diesen liegen eine große Anzahl von Messungen vor. Insbesondere

ist die Geschwindigkeit des Rotationsstromes bei verschiedenen Temperaturen genau gemessen worden. Die nachfolgende Tabelle bringt hierüber Angaben auf Grund der Beobachtungen von Velten an den Blättern von Vallisneria (nach der Umrechnung von Schaefer 1898):

1°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	31°	32°	33°	34°	35°
0,02	0,06	0,12	0,20	0,26	0,32	0,42	0,43	0,40	0,30	0,17	0,11

Man sieht sehr deutlich, wie die Geschwindigkeit anfangs schnell, dann langsam bis zum Optimum von 31° zunimmt, um dann sehr rasch wieder zu sinken; oberhalb 35° tritt Starre ein. Nicht immer liegt, wie hier, das Minimum etwa bei 0°; bei vielen Landpflanzen hat es offenbar eine beträchtlich höhere Lage. Ebenso sind auch verschiedentlich höhere Optima und Maxima angetroffen worden, letztere z. B. zwischen 40 und 50° und mehr (Hauptfleisch 1892). Hier gilt also Aehnliches wie beim Wachstum, und deshalb hätte die Anführung von weiteren Details kein Interesse. Auch bei den Schwärmsporen hat man entsprechende Resultate erhalten.

Vom Licht glaubte man bis vor kurzem, daß es höchstens indirekt einen Einfluß auf die Lokomotionen hat, insofern als die Entwicklung vieler Organe im Dunkeln nur mangelhaft oder gar nicht von statten geht und dann natürlich auch eine Plasmabewegung in ihnen ausbleibt. Ferner war bekannt, daß konzentriertes Sonnenlicht tödlich ist und die Cilienbewegung wie die Plasmaströmung vernichten kann. Wenn aber vorher an diffusem Licht befindliche Schwärmer oder Zellen mit strömendem Plasma verdunkelt werden, so pflegt die Bewegung nicht verändert zu werden. — Da machte neuerdings Josing (1901) einige auffallende Beobachtungen. Danach kommt im Dunkeln die Plasmaströmung sofort zum Stillstand, wenn Aether oder Chloroform, ferner wenn Kohlensäure oder nicht flüchtige organische und anorganische Säuren und Salze zugegen sind. Am Licht dagegen dauert die Bewegung bei Gegenwart derselben Stoffe fort. Auch andere nicht minder merkwürdige Einwirkungen des Aethers hat derselbe Autor festgestellt, ohne daß es ihm gelungen wäre, dieselben kausal aufzuhellen.

Ebenfalls noch wenig verständlich ist die sicher konstatierte Tatsache, daß vielfach in Zellen, die an der intakten Pflanze keine Plasmaströmung besitzen, eine solche nach dem Abtrennen vom Gesamtorganismus auftritt (Keller 1892). In anderen Fällen wird durch Verwundung nur eine schon bestehende Plasmabewegung verstärkt. Ebenso sicher aber ist für viele Objekte im völlig intakten Zustand eine Bewegung nachgewiesen (Hauptfleisch 1892). Daß diese Strömung die gleichmäßige Verteilung der Stoffe in der Zelle ungemein fördert und zwar sehr viel schneller als einfache Diffusion, und daß sie demnach die Stoffbewegung in der Pflanze sehr erleichtert, darauf hat namentlich de Vries (1885) hingewiesen. Da aber die Plasmabewegung an der intakten Pflanze nicht so verbreitet ist, wie es de Vries annahm, so müssen offenbar die notwendigen Stoffwanderungen auch ohne sie sich vollziehen können. Auf einen weiteren Nutzen der Strömung, insofern als durch sie namentlich die Chlorophyllkörner umgelagert werden können, kommen wir alsbald zu sprechen. Ob auch die auf Verwundung eintretende oder vermehrte Strömung als eine zweckmäßige Reaktion zu betrachten ist, müssen wir dahingestellt lassen. Der Nutzen der Lokomotion freibeweglicher Organismen ist in die

Augen springend; wie die festgewachsenen Pflanzen durch Krümmung, so suchen die freibeweglichen durch Ortsveränderung die Bedingungen guten Gedeihens zu erlangen und Schädigungen zu entfliehen. Sie erreichen vielfach ihr Ziel vollkommener als die höheren Pflanzen, und sie lassen sich gerade wie diese in ihren Richtungsbewegungen durch die äußeren Faktoren leiten (Vorl. 43). Die amöboid beweglichen Protoplasten sind zugleich imstande feste Körper aufzunehmen, die sie umfließen; die Bewegung wird also bei ihnen auch zur Nahrungsaufnahme verwertet.

Literatur zu Vorlesung 42.

Aderhold. 1888. Jen. Ztschr. f. Naturw. **22**, 310.
de Bary. 1864. Die Mycetozoen, 2. Aufl. Leipzig.
Berthold. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.
Bütschli. 1892. Unters. über die mikrosk. Schäume. Leipzig.
Celakowsky. 1898. Bullet. de l'acad. d. sc. de Bohème.
Clark. 1888 Ber. D. bot. Ges. **6**, 277.
Correns. 1897. Ber. D. bot Ges. **15**, 139.
Engelmann. 1879. Hermanns Handb. d. Physiologie **1**. Leipzig.
Ewart. 1897. Journal of the Linn. Soc. Botany **33**, 123.
Fischer, A. 1894 Jahrb. wiss. Bot. **27**, 1.
— 1901. Archiv f. Entwicklungsmechanik **13**, 1.
Hauptfleisch. 1892. Jahrb. wiss. Bot. **24**, 173.
Hofmeister. 1867. Die Lehre v. d. Pflanzenzelle. Leipzig.
Jensen. 1902. Ascher-Spiro, Ergebnisse d. Physiologie **1**. Wiesbaden.
Josing. 1901. Jahrb. wiss. Bot. **36**, 197.
Keller. 1890. Ueber Protoplasmaströmung. Diss. Zürich.
Kühne. 1898. Zeitschr. f. Biol. **36**, 425.
Lauterborn. 1896. Unters. üb. Bau, Kernteilung u. Beweg. d. Diatomeen. Leipzig.
Müller, O. 1897. Ber. D. bot. Ges. **15**, 70.
Nägeli. 1860. Beitr. z. wiss. Botanik, 2. Heft, S. 96. Leipzig.
Pfeffer. 1884. Unters. Botan. Instit. Tübingen **1**, 363.
— 1890. Plasmahaut (Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **16**, 185).
Quincke. 1888. Annalen d. Physik, N. F. **35**.
Ritter. 1899. Flora **86**, 329.
Schaefer. 1898. Flora **85**, 135.
Schütt. 1899. Jahrb. wiss. Bot. **33**, 594.
Stahl. 1880. Bot. Ztg. **38**, 393.
Strasburger. 1878. Wirkg. des Lichtes u. d Wärme auf Schwärmsporen. Jena.
Verworn. 1901. Allg. Physiologie, 3. Aufl. Jena.
de Vries. 1885. Bot. Ztg. **43**, 1.
Wille. 1902. Biol. Cbl. **22**, 257.

Vorlesung 43.

Lokomotorische Richtungsbewegungen.

Bei Betrachtung der lokomotorischen Richtungsbewegungen wollen wir uns zunächst ausschließlich an freilebende Organismen (Flagellaten, Bakterien, Myxomyceten) halten und erst später auf das in der Zelle eingeschlossene Protoplasma eingehen. So wie die Richtungsbewegungen festgewachsener Pflanzen mit dem gemeinsamen Ausdruck „Tropismen“ bezeichnet werden, so hat man „Taxis“ für die lokomotorischen Richtungsbewegungen eingeführt und spricht deshalb, je nachdem die Richtung durch die Schwere, das Licht, chemische

Einflüsse etc. bestimmt wird, von Geo-, Photo-, Chemotaxis etc. Unter diesen verschiedenen Erscheinungen ist zweifellos zurzeit die Chemotaxis am genauesten studiert (Pfeffer 1884 und 1888), und deshalb werden wir am besten tun, mit ihr zu beginnen.

Einen speziellen Fall von Chemotaxis, nämlich die Aerotaxis, kennen wir schon lange, und wir haben uns des richtenden Einflusses kleiner Sauerstoffmengen auf bewegliche Bakterien früher bedient, um die Sauerstoffabgabe bei der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanze nachzuweisen. So wie auf Sauerstoff, so reagieren die beweglichen Bakterien noch auf viele andere Stoffe, von denen sie, wie wir im allgemeinen sagen können, eine optimale Konzentration aufsuchen, eine zu hohe oder zu tiefe Konzentration fliehen. Demnach sind diese chemotaktischen Bewegungen offenbar zweckmäßig, da sie den Organismus in optimale Lebensbedingungen bringen, doch fehlt es auch nicht an Beispielen sichtlich unzweckmäßiger Reaktion, die freilich auf Stoffe erfolgt, die dem Organismus in der Natur nicht begegnen, an die er sich also auch nicht anpassen konnte. Einen solchen Fall hat z. B. Rothert (1901, 382) bei zwei Bakterien beobachtet, die in auffallender Weise von Aether angelockt werden, der ihnen ja nur schädlich sein kann. Viel häufiger ist der von Pfeffer hervorgehobene Fall, daß chemotaktische Organismen die Gegenwart gewisser Gifte wie Sublimat oder Strychninnitrat nicht bemerken, während sie sich vor den schädlichen Einflüssen der Säuren, Alkalien etc. durch die Flucht zu bewahren wissen. Durch solche Ausnahmen wird natürlich die biologische Bedeutung der Chemotaxis nicht in Frage gestellt, doch dürfen wir nicht glauben, daß dieselbe stets nur in der Erreichung optimaler Lebensbedingungen zu suchen sei. In der Tat hat die Chemotaxis bei vielen geschlechtlich differenzierten niederen Organismen, sowie bei vielen Sexualzellen höherer Pflanzen eine viel speziellere Bedeutung als die Gewinnung günstiger Lebensbedingung. Die bei den männlichen Geschlechtszellen entwickelte Chemotaxis pflegt diese nämlich zur Eizelle zu führen; indem die Eizelle oder ihre Umgebung gewisse Stoffe ausscheidet, von denen die Spermatozoiden angelockt werden, wird die Befruchtung gesichert. Daß die Spermatozoiden nicht nur durch Zufall in die Eizelle gelangen, sondern daß sie durch stoffliche Wirkungen derselben angelockt werden, hatte man schon lange vermutet, exakt bewiesen aber hat es erst Pfeffer (1884), der zugleich wahrscheinlich machte, daß z. B. die aus dem Archegonium der Farne zur Anlockung der Samenfäden ausgeschiedenen Stoffe äpfelsaure Salze sein dürften.

Wenn man Samenfäden der Farne in einem Tropfen Wasser unter dem Mikroskop beobachtet, so sieht man sie im allgemeinen geradlinige Bewegungen ausführen; kommen sie aber in die Nähe eines Archegoniums, so machen sie eine plötzliche Drehung, so daß ihre Vorderseite gegen den Archegonieneingang gewendet wird; dementsprechend nähern sie sich bei der weiteren Bewegung dem Archegonium, dringen dann in seinen Hals ein und verschmelzen mit der Eizelle. In seinen Versuchen ersetzte Pfeffer den Archegonienhals durch eine Glaskapillare von etwa 0,1 mm lichtem Durchmesser, die, mit verschiedenen Stoffen gefüllt, seitlich unter das Deckglas geschoben werden konnte. Enthielt diese Kapillare 0,01—0,5 Proz. Aepfelsäure, die zweckmäßigerweise neutralisiert war, so sah Pfeffer die Samenfäden auf sie zueilen und in großer Zahl eindringen. Es

gelang innerhalb $^1/_2$ Minute 60, in 5 Minuten 600 Samenfäden in einer solchen Kapillare zu fangen. Besonders wenn man die Bewegungen durch Verwendung einer Gummilösung verlangsamt, sieht man sehr deutlich, wie die Samenfäden beim Eindringen in den Wirkungsbereich der aus der Kapillare diffundierenden Aepfelsäure eine plötzliche Wendung ausführen, die ihre Längsachse in die Richtung des Diffusionsgefälles einstellt. Ohne eine Beschleunigung seiner Bewegung zu erfahren, steuert dann der Samenfaden nach der konzentrierteren Lösung, also geradlinig auf den Eingang der Kapillare. Da sich in homogener Aepfelsäurelösung die Spermatozoen genau so gleichmäßig verteilen wie in Wasser, so wirkt also nur die ungleiche Verteilung der Säure als Richtungsreiz. Daß aber nicht etwa die Diffusionsbewegung als solche den Reiz abgibt, das zeigt sich sehr deutlich, wenn man beachtet, daß zahlreiche andere Stoffe bei gleicher Art der Diffusion nicht zu Reizbewegungen führen.

Nach unseren früheren Erfahrungen über Reize liegt es nahe, auch hier die Reizschwelle aufzusuchen, also diejenige Konzentration der Aepfelsäure, welche gerade eben noch deutliche Anziehung ergibt. In den Versuchen Pfeffers trat das bei einer Lösung von 0,001 Proz. ein, noch schwächere Lösungen hatten nur gelegentlich Wirkung; wie nicht anders zu erwarten, ändert sich aber dieser Schwellenwert sowohl mit dem Alter des Organismus, wie durch äußere Einwirkungen, z. B. die Temperatur (Voegler 1891). Absolut genommen handelt es sich bei solchen chemischen Reizen um außerordentlich geringe Stoffmengen. In einem bestimmten Fall enthielt die Kapillare Pfeffers nicht mehr als 0,000 000 0284 mg Aepfelsäure, und von dieser kann natürlich nur ein Bruchteil mit dem einzelnen Samenfaden in Berührung kommen. Eine solche Menge ist aber, am Körpergewicht des Samenfadens gemessen, keineswegs so unbedeutend; denn dieses Gewicht läßt sich auf etwa 0,000 000 250 mg schätzen, ist also nur etwa 10 mal so groß als das der verwendeten Aepfelsäure. Auch bei anderen chemischen Reizen sehen wir ähnlich geringe Stoffmengen wirksam, so z. B. bei Drosera 0,000 003 28 mg Ammonphosphat (Darwin 1876, 246), und von Bakterien soll nach Engelmann (1883) gar noch eine Sauerstoffmenge von ein trillionstel Milligramm als Reiz empfunden werden.

Es wurde eben hervorgehoben, daß eine homogene Lösung von Aepfelsäure die Farnspermatozoiden sich gleichmäßig verteilen läßt. Es wäre aber ein großer Irrtum, zu glauben, die homogene Aepfelsäurelösung übe keinen Reiz auf die Samenfäden aus. Sie macht sie tatsächlich weniger empfindlich gegen die Wirkung einseitig sich ausbreitender Aepfelsäure, und es ist demnach die Reizschwelle bei solchen in Aepfelsäurelösung schwimmenden Spermatozoiden höher als bei in Wasser sich bewegenden. Die Zunahme des Reizschwellenwertes steht aber in einer ganz gesetzmäßigen Abhängigkeit von der Konzentration der Lösung, in der sich die Objekte aufhalten.

In Wasser					liegt	die	Reizschwelle	bei	0,001	Proz.	Aepfelsäure
In Aepfelsäure	von	0,0005	Proz.		„	„	„	„	0,015	„	„
„	„	„	0,001	„	„	„	„	„	0,03	„	„
„	„	„	0,01	„	„	„	„	„	0,3	„	„
„	„	„	0,05	„	„	„	„	„	1,5	„	„

Man sieht also, daß die Flüssigkeit in der Kapillare stets 30 mal so konzentriert sein muß, als die Kulturflüssigkeit, und deshalb ist

der absolute Konzentrationsunterschied, der zur Reizung nötig ist, bei höherer Konzentration der Kulturlösung viel größer als bei verdünnten Lösungen. Das gleiche Gesetz über die Abhängigkeit des Reizzuwachses, der eine Auslösung verursacht, von der Reizgröße, zu welcher er hinzukommt, haben wir schon früher kennen gelernt; es ist zuerst bei gewissen menschlichen Empfindungen nachgewiesen worden und ist unter dem Namen Webersches oder psychophysisches Gesetz bekannt. Bei unserer eigenen Gewichtsempfindung muß z. B. ein Gewicht von 1 g um $^1/_3$ g, ein solches von 10 g um $^{10}/_3$ g vermehrt werden, damit wir einen Unterschied wahrnehmen können. Wie es scheint, besitzt dieses Gesetz eine sehr weitgehende, aber keineswegs eine allgemeine Gültigkeit. Sie ist z. B. schon bei den Farnen auf gewisse Konzentrationen beschränkt; das Gesetz gilt nicht bei zu hohen wie bei zu niedrigen Konzentrationen. Bei Kultur der Samenfäden in einer Lösung von 0,00001 Proz. Aepfelsäure müßte ein Gehalt von 0,0003 Proz. in der Kapillare anlockend wirken, und doch vermag, wie wir gesehen haben, diese Lösung nicht einmal, wenn sie gegen Wasser diffundiert, einen Reiz auf unsere Objekte auszuüben; andrerseits konnte Pfeffer, als er die Samenfäden in 0,04 proz. Aepfelsäure hielt, weder durch 30fache, noch durch 40 und 50fache Konzentration Anlockung erzielen. Es verhielten sich also in dem zuletzt erwähnten Versuch Pfeffers die Samenfäden gegen 3—$4^1/_2$ proz. Lösungen ihres Reizmittels indifferent. Die Konzentration noch mehr zu steigern, hätte keinen Zweck gehabt, denn bei 5 proz. Lösungen werden schon deutlich abstoßende Wirkungen beobachtet, von denen wir später noch zu reden haben.

Nach den Versuchen Pfeffers reagieren die Farnspermatozoiden nur auf Apfelsäure und deren Salze, sowie auf die in der Natur nicht vorkommende Maleinsäure, nicht aber auf die mit dieser stereoisomere Fumarsäure. Die Reaktion soll so spezifisch sein, daß man das Verhalten der Spermatozoiden zum Nachweis von Aepfelsäure benutzen zu können glaubte. Neuere Erfahrungen (Buller 1900) haben hier nun freilich eine wesentliche Einschränkung gebracht. Nicht nur Aepfelsäure, sondern eine große Anzahl von organischen und anorganischen Salzen wirken anziehend, dagegen sind alle nicht dissoziierenden Stoffe wie Kohlehydrate, Glycerin, Alkohol, Asparagin gänzlich indifferent. Die anziehende Wirkung der Salze macht sich im allgemeinen in einer mit 0,1 GM. Salpeter isosmotischen Lösung am deutlichsten bemerkbar; 1 GM. wirkt meist schon schwer schädigend, und 0,01 GM. wird nur noch selten empfunden. Aepfelsaure Salze dagegen wirken in viel schwächerer Konzentration von 0,01 GM. herab bis zu 0,0001 GM., und die freie Aepfelsäure von 0,001 GM. bis 0,0001 GM. Da es nun im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, daß so konzentrierte Lösungen aus dem Archegonium entleert werden sollten (also etwa eine Lösung von Kalisalpeter = 1 Proz., von oxalsaurem Kalium = 1,24 Proz. etc.), so bleibt es nach wie vor wahrscheinlich — doch nicht mehr absolut sicher —, daß die Spermatozoiden der Farne durch Aepfelsäure in die Eizellen gelockt werden, und zwar dürfte es sich, wie Pfeffer des näheren begründet hat, nicht um freie Aepfelsäure, sondern um ein Salz derselben handeln.

Wie bemerkt, gibt es auch Stoffe, die repulsiv auf die Spermatozoiden wirken. Wenn die Repulsion, wie bei äpfelsauren Salzen, erst in höherer Konzentration eintritt, dann wird man zunächst mehr

an osmotische als an chemische Wirkung denken müssen, und in der Tat kann man eine Osmotaxis der Chemotaxis an die Seite stellen (vgl. S. 674). Allein viele Stoffe, wie Alkohol, Säuren, Alkalien, stoßen zweifellos durch ihre chemischen Eigenschaften ab, und sie haben, wenn sie überhaupt eine Wirkung ausüben, stets nur Repulsion zur Folge. Andere Stoffe aber, z. B. die freie Aepfelsäure, wirken in schwacher Konzentration (0,001 GM.), attraktiv, aber bei etwas stärkerer Konzentration (0,1—0,01 GM.) tritt Repulsion ein. Ob hier die einzelnen Ionen verschiedene Wirkung haben, wie Buller meint, ist noch nicht klar.

Wie die Samenfäden der Farne reagieren auch die von Selaginella auf Aepfelsäure, bei den übrigen Pteridophyten ist es aber bisher noch nicht gelungen, die zweifellos vorhandenen spezifischen Reizmittel aufzufinden. Auch unter den Bryophyten ist bis jetzt nur bei den Laubmoosen der als Reiz wirkende Stoff erkannt. Auffallenderweise handelt es sich hier um eine nicht dissoziierende Substanz, um Rohrzucker. In Beziehung auf Empfindlichkeit geben die Samenfaden der Laubmoose denen der Farne nichts nach, denn als Reizschwelle konnte Pfeffer (1884) bei Fumaria eine Zuckerlösung von 0,001 Proz. feststellen.

Auch für Bakterien, Flagellaten und die Schwärmsporen von Saprolegnia sind chemotaktische Bewegungen bekannt geworden (Pfeffer 1888, Stange 1890), die durch verschiedene, aber nicht alle Nährstoffe dieser Organismen erzielt werden. Von anorganischen Stoffen sind namentlich die Kaliumsalze und die Phosphate wirksam, von organischen Pepton, Asparagin, dagegen nicht Glycerin. Daß auch der Sauerstoff chemotaktische Erfolge haben kann, ist schon eingangs erwähnt, wir fügen jetzt noch hinzu, daß er bei gewissen Anaerobionten stark repulsiv wirkt. Auch sonst fehlt es unter den untersuchten Stoffen nicht an Repulsionswirkungen. In allen diesen Dingen machen sich auch mancherlei spezifische Differenzen geltend; wir führen z. B. an, daß gewisse Schwefelbakterien durch Schwefelwasserstoff angelockt werden, der die gewöhnlichen Organismen nie anzieht (Miyoshi 1897). Wie nicht anders zu erwarten, konnte in gewissen Fällen auch die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes festgestellt werden. Nach alledem hätten wir hier keine Veranlassung, uns weiter mit der Chemotaxis dieser Organismen zu beschäftigen, wenn nicht Rothert neuerdings (1901) auf eine Eigentümlichkeit derselben aufmerksam gemacht hätte, die früheren Beobachtern entgangen war.

Beobachtet man große und langsam bewegliche Bakterien, wie Bacillus Solmsii, in der Nähe einer Kapillare, die, wenn sie z. B. mit Fleischextrakt gefüllt ist, eine starke Ansammlung verursacht, so bemerkt man keinerlei Richtungsänderung beim Eindringen des Organismus in die Diffusionszone; er geht vielmehr oft dicht vor der Kapillarenöffnung in seiner bisherigen Richtung vorbei, und nichts weist auf eine eingetretene Reizung hin. In einiger Entfernung vom Kapillarmund hält er aber plötzlich an und schwimmt rückwärts (mit dem Hinterende voran); wiederum geht er am Kapillarmund unbeeinflußt vorbei und macht etwa in derselben Entfernung von ihm wie das erste Mal in der Rückwärtsbewegung Halt, um sich darauf wieder vorwärts zu bewegen. Er ist also in einer bestimmten Zone, deren Zentrum die Oeffnung der Kapillare darstellt, gefangen. Der Bacillus gelangt offenbar rein zufällig in diese Zone hinein, und die

Reizwirkung macht sich hier überhaupt nicht in einer Attraktion, sondern in einer Repulsion beim Uebergang in niedrigere Konzentrationen geltend; die Reaktion besteht nicht wie bei den Farnspermatozoiden in einer Wendung des Vorderendes und einer dadurch veränderten Bewegungsrichtung, sondern sie besteht im Rückwärtsschwimmen. Bei genauerer Ueberlegung fand nun Rothert, daß diese zwei Reaktionsarten viel mehr Differenzen aufweisen, als man auf den ersten Blick glauben möchte, denn gemeinsam ist ihnen nur das Reizmittel (eine chemische Verbindung), verschieden aber ist nicht nur die Reaktion, sondern auch der Reizanlaß und folglich auch die Empfindlichkeit; sie müssen demnach auch durch besondere Namen unterschieden werden, und Rothert nennt die durch Wendung des Körpers erzielte Bewegung „strophische", die durch Zurückschwimmen erzielte „apobatische" Chemotaxis.

Worin besteht nun aber der Reizanlaß bei beiden Reizerscheinungen? Bei der strophischen Chemotaxis erblickt Pfeffer und mit ihm Rothert gerade wie beim Chemotropismus, Heliotropismus etc., in der ungleichen Verteilung des Reizmittels an verschiedenen Seiten der Pflanze den Reizanlaß. Der Organismus mißt und vergleicht also die Intensität des Reizmittels an verschiedenen Punkten seiner Körperoberfläche. In einer ungleichen Beeinflussung der Flanken kann aber bei den Samenfäden der Farne unmöglich der Reizanlaß liegen, denn durch die Rotation um die Längsachse ist jede einseitige Einwirkung des Reizmittels in derselben Weise ausgeschlossen, wie wenn eine höhere Pflanze sich auf dem Klinostaten befindet.[1]) Somit muß wohl der Organismus die Intensität des Reizmittels am Vorderende mit der am Hinterende vergleichen, und er muß analog einem dorsiventralen Gebilde in Gleichgewichtslage nicht dann sein, wenn Vorder- und Hinterende von gleichen Intensitäten des Reizmittels getroffen werden, sondern dann, wenn die Intensität am Vorderende größer ist als am anderen Ende — dies trifft wenigstens so lange zu, als positive chemotaktische Bewegung erfolgt; bei negativer mußte das umgekehrte Verhältnis herrschen.

Bei der apobatischen Chemotaxis liegt zwar die Möglichkeit vor, daß der Reizanlaß ebenfalls durch eine verschiedene Konzentration des Reizmittels an beiden Polen gegeben ist, wahrscheinlicher aber ist es, daß hier überhaupt keine örtlichen, sondern zeitliche Differenzen maßgebend sind, daß also hier die Reaktion eintritt, wenn sich der Organismus zu einer bestimmten Zeit in einer Lösung des Reizmittels befindet, die weniger konzentriert ist, als diejenige war, in welcher er sich kurz zuvor aufhielt. Dann müssen also auch homogene Lösungen hier den Reiz auslösen, und ein Bacterium müßte rückwärts schwimmen, wenn man es aus einer homogenen 10-proz. Fleischextraktlösung in eine ebensolche von 5 Proz. übertrüge. Für die der Beobachtung leichter zugänglichen Infusorien (Paramaecium) hat Jennings (1897 u. f.) in der Tat einen solchen Erfolg konstatiert; bei den Bakterien stellen sich dem Versuch zu große Schwierigkeiten entgegen.

Der durch Rothert aufgedeckte Unterschied in der Empfindlichkeit apobatischer und strophischer Organismen kommt uns nicht

[1]) Auf diese in der Literatur anscheinend nicht beachtete Tatsache hat mich gelegentlich Oltmanns aufmerksam gemacht.

gerade überraschend, denn wir haben bei den Bewegungen festgewachsener Pflanzenteile ähnliches kennen gelernt. Offenbar entspricht die Empfindlichkeit der strophisch reagierenden Organismen ganz derjenigen, die uns bei den Tropismen (im eigentlichen Sinne des Wortes) entgegentrat, während die apobatisch reagierenden sich ähnlich verhalten wie die nastisch reagierenden (z. B. Wärmekrümmungen der Ranken, Schlafbewegungen).

Die Rothertschen Bemerkungen über die Differenz zwischen apobatischer und strophischer Chemotaxis werden hoffentlich bald zu umfassenden Experimentaluntersuchungen führen, für welche sich hier ein weites Feld öffnet, da noch recht viele Fragen dunkel sind, auf welche wir hier nicht im einzelnen hinweisen können. Nur einen Punkt möchten wir noch besprechen, nämlich die Differenz zwischen positiver und negativer Taxis, denn auch hierin verhalten sich die strophisch und die apobatisch reagierenden Organismen nicht gleich. Bei strophischen Organismen liegt die Differenz zwischen positiver und negativer Taxis nur in der Reaktion, der Reizanlaß ist in beiden Fällen der gleiche, und er ist durch das Diffusionsgefälle des Reizmittels gegeben. Anders bei den apobatischen Organismen; hier ist die Reaktion immer die gleiche (Rückwärtsbewegung); ob positive oder negative Taxis eintritt, hängt nur vom Reizanlaß ab; dieser ist bei positiver Taxis in der Abnahme, bei negativer in der Zunahme der Konzentration gegeben. Ob aber der Konzentrationsabfall oder die Konzentrationszunahme zur Reizung führt, das hängt vermutlich von der Lage des Optimums des betreffenden Reizmittels ab. Die strophischen Organismen suchen aktiv dieses Optimum auf, indem sie ihrem Körper eine Drehung bald in diesem, bald in jenem Sinn geben, die apobatischen dagegen empfinden nicht die Annäherung an das Optimum, sondern nur die Entfernung von demselben, und sie prallen im letzteren Fall zurück. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß einem Organismus beiderlei Taxieen gleichzeitig zukommen.

Die Existenz des Optimums tritt besonders dann schlagend hervor, wenn in einem Präparat die Konzentrationen sehr weitgehend abgestuft werden; dann sammeln sich nämlich die beweglichen Organismen an einer bestimmten Stelle, und an dieser herrscht eben das Optimum. Solche Ansammlungen entstehen z. B. bei gewissen Bakterien [Spirillen (Engelmann 1881, Beijerinck 1893), Beggiatoa (Winogradsky 1887)], welche Orte niedriger Sauerstoffspannung aufsuchen, demnach also bei zu hoher Sauerstoffspannung negativ, bei zu niedriger positiv aerotaktisch sind. Ferner sind von Pfeffer u. a. in zahlreichen Fällen in einer bestimmten Entfernung von der Kapillarenöffnung Ansammlungen von Organismen gefunden worden (Zusammenstellung bei Rothert 1901, 402). Besonders bei Spirillum undula gibt Pfeffer an, daß ein und dasselbe Reizmittel sehr häufig attraktiv und repulsiv wirke; soweit diese Wirkung eine rein chemische ist, kann natürlich der verschiedene Erfolg nur durch verschiedene Konzentration bedingt sein. Wirkt aber eine bestimmte Konzentration gleichzeitig anziehend und abstoßend, so wird wohl stets neben der positiven Chemotaxis negative Osmotaxis im Spiele sein. Wenn nicht für alle Reizmittel positive und negative Chemotaxis festgestellt werden kann, so liegt das daran, daß das Optimum mancher Stoffe sich bei Null befindet, während es bei anderen umgekehrt sehr hoch liegt; im ersteren

Fall werden wir also stets repulsive, im letzteren stets attraktive Wirkungen oder Indifferentismus beobachten.

Wir haben bisher von Chemotaxis im allgemeinen gesprochen und darunter die richtende Wirkung sowohl gelöster Stoffe wie auch der Gase verstanden. Es frägt sich nun, ob Gase zu der gleichen Perzeption führen wie gelöste feste Substanzen, und ob ferner die Empfindlichkeit für verschiedene Gase oder für verschiedene gelöste Stoffe auf gleichen oder auf ungleichen Veränderungen beruhen, die im Plasma zustande kommen. Wenn man berücksichtigt, daß aerotaktische Organismen oft keine chemotaktische Reizbarkeit aufweisen, und daß z. B. die Farnspermatozoen nicht aerotaktisch sind, so muß man offenbar die Aero- und die Chemotaxis als ganz verschiedene Reizbarkeiten betrachten. Ebenso sind Organismen, die z. B. durch Kalisalze gereizt werden, nicht notwendig auch durch Sauerstoff reizbar etc. Kurz, es wird wahrscheinlich, daß wir so viele Arten von Chemotaxis anzunehmen haben, als der Organismus chemische Körper oder Körpergruppen unterscheidet. Daß in der Tat die Chemotaxis für zwei verschiedene Stoffe eine ungleiche Empfindlichkeit des Organismus voraussetzen kann, hat Rothert (1901) für einen Amylobakter bewiesen, der sowohl durch Aether wie durch Fleischextrakt chemotaktisch reizbar ist. Beruhten beide Taxien auf der gleichen Empfindlichkeit, so müßte nach dem Weberschen Gesetz durch homogene Aetherlösungen die Reizschwelle für einseitig wirkenden Fleischextrakt erhöht werden. Das ist aber nicht der Fall. Wenn man nach diesem Prinzip weitergehende Untersuchungen anstellt, wird man gewiß zu ganz interessanten Erfahrungen über das chemische Unterscheidungsvermögen der Organismen und dessen Grenzen kommen.

Worin nun aber der nächste Erfolg des chemotaktisch wirksamen Körpers besteht, worauf also die chemotaktische Perzeption beruht, das ist noch recht unbekannt. Ja, wir wissen nicht einmal, ob etwa nur die Cilien als Perzeptionsorgane funktionieren, was ja möglich wäre; dann käme es bei der strophischen Reaktion offenbar auf ungleiche Konzentration der Lösung auf beiden Seiten der Cilien an. Da diese aber durch ihre Bewegungen Konzentrationsdifferenzen im Wasser verwischen müssen, so scheint uns diese Ansicht nicht recht wahrscheinlich zu sein, und wir halten lieber an der schon entwickelten Anschauung fest, daß die verschiedene Konzentration am Vorder- und Hinterende perzipiert wird. Es ist auch nicht bekannt, ob es zur Erzielung eines chemotaktischen Reizes des Eindringens des Reizmittels bedarf, da dieses auch, wie Pfeffer (1888) hervorhob, durch „Kontakt", d. h. durch seinen Anprall an die Plasmahaut, wirken könnte. Wahrscheinlicher ist aber doch wohl, daß diese Körper eindringen und bestimmte chemische Veränderungen im Innern hervorrufen.

Schon mehrfach ist auf eine Reizung der schwimmenden Organismen durch den osmotischen Druck der Lösung, also auf die „Osmotaxis", hingewiesen worden. Den sicheren Beweis für ihre Existenz verdanken wir Massart (1889). Werden Spirillum undula und Bacterium Megatherium durch eine sehr verdünnte (0,0005 GM.) Lösung K_2CO_3 mit der Kapillarenmethode angelockt, so kann diese Anlockung durch Zugabe verschiedener Stoffe aufgehoben werden, und es zeigt sich, daß die repulsive Wirkung unter Umständen nur vom osmotischen Druck derselben, nicht von ihrer chemischen Konstitution abhängt. Stoffe mit dem isosmotischen Koeffizienten 3, wie NH_4Cl, NaCl, KCl u. a.,

zeigen den Beginn der Abstoßung ziemlich übereinstimmend bei einer Konzentration von 0,07 GM., Stoffe mit dem Koeffizienten 4 bei 0,05 bis 0,06 GM. An Ausnahmen fehlt es freilich nicht, doch finden diese leicht ihre Erklärung. Wenn z. B. Kalium- und Natriumoxalat oder Cyankalium bei jeder untersuchten Konzentration abstoßend wirken, so liegt da eben keine osmotische, sondern eine chemische Wirkung vor; dasselbe trifft zu, wenn gewisse gute Nährstoffe selbst in hoher Konzentration noch anlocken, doch kann auch der Mangel einer Repulsion z. B. bei Glycerin und Harnstoff mit ihrer bekannten Befähigung, das Protoplasma schnell zu durchdringen, zusammenhängen. Denn eine osmotaktische Wirkung ist unbedingt an die Impermeabilität des Protoplasmas für den betreffenden Stoff geknüpft, während vielleicht bei der chemotaktischen Wirkung gerade das Eindringen erforderlich ist. Für die Osmotaxis werden wir nicht fehl gehen, wenn wir in der Wasserentziehung den zur Perzeption führenden Vorgang erblicken.

Wie bei der Chemotaxis, so gilt auch bei der Osmotaxis ungefähr das Webersche Gesetz. In Versuchen mit Spirillum undula zeigte sich auf das deutlichste, daß mit Zunahme des osmotischen Druckes in der Kulturflüssigkeit auch die Reizschwelle für osmotaktische Abstoßung erhöht wurde; osmotaktische Abstoßung wurde erzielt:

In der Normallösung	durch			0,07	GM. NaCl
„ „ „	+ 0,03	GM. NaCl	durch	0,20–0,25	„
„ „ „	+ 0,06	„	„	0,25–0,30	„
„ „ „	+ 0,09	„	„	0,40–0,45	„

Neben der negativen Osmotaxis gibt es auch eine positive, nämlich bei solchen Organismen, die in der Natur konzentrierte Substrate bewohnen und an diese angepaßt sind. So hat Massart (1891a) für einige Meeresbakterien positive Osmotaxis nachgewiesen. Die Bedeutung der Osmotaxis kommt also sehr nahe an die der Chemotaxis heran, beide führen oder erhalten den Organismus im Optimum seiner Lebensbedingungen. Es sind aber sehr viele niedere Lebewesen bekannt, die sich chemotaktisch noch durch hohe Konzentrationen anlocken lassen, und die nach dem Eindringen in diese sofort durch osmotische Wirkung zusammenschrumpfen; ihnen fehlt also die Osmotaxis ganz.

Chemotaxis und Osmotaxis finden sich auch in ausgesprochener Weise bei den Plasmodien der Myxomyceten. Die grundlegenden Tatsachen sind schon von de Bary 1864) und namentlich Stahl (1884) festgestellt worden, doch fehlt es zurzeit an einer systematischen Neubearbeitung unter Verwertung der Gesichtspunkte, die durch die Studien an Bakterien und Spermatozoen gewonnen wurden. Da zudem hier nicht nur einfach die Bewegungsrichtung unter dem Einfluß von Chemikalien verändert, sondern zugleich auch die Gestalt des Plasmodiums wesentlich beeinflußt wird, so wollen wir nicht weiter auf diese Erscheinungen eingehen und nur bemerken, daß den Myxomyceten noch eine besondere Reizbarkeit zukommt, die mit ihrem Leben auf festem Substrat zusammenhängt. Die Plasmodien sind hydrotaktisch, d. h. sie suchen Orte von einer gewissen Feuchtigkeit auf, oder sie fliehen trockene Substrate. Die Hydrotaxis steht wahrscheinlich mit der Osmotaxis in naher Beziehung. Wie bei dieser dürfte auch bei der Hydrotaxis die Wasserentziehung zur Perzeption führen, und es ist vielleicht für den reizbaren Organismus gleichgültig,

ob die Wasserentziehung durch osmotische Wirkung oder durch Transspiration zustande kommt.

Im Anschluß an die Hydrotaxis mag hier auch die Rheotaxis der Myxomyceten genannt sein (Jönsson 1883, Stahl 1884), die man sehr leicht beobachten kann, wenn man einen langsamen Strom von Wasser auf einem vertikal gestellten Substrat, am besten Filtrierpapier, verlaufen läßt. Das Plasmodium bewegt sich dann der Strömung entgegen nach oben. Nach Analogie mit dem Rheotropismus wird man auch bei der Rheotaxis den Reizanlaß in der mechanischen Wirkung des Wassers, also in seinen „Stößen", zu suchen haben. Das veranlaßt uns wenigstens kurz zu erwähnen, daß auch eine „Haptotaxis" („Thigmotaxis"), eine durch Kontaktreiz gerichtete Bewegung, bei niederen Organismen bekannt geworden ist.

So wie chemische und physikalische Eigenschaften von Körpern, so wirken auch Licht und Wärme richtend auf bewegliche Pflanzen ein, es gibt also auch eine Phototaxis und eine Thermotaxis. Man geht wohl nicht zu weit, wenn man behauptet, daß diese Taxien der Chemotaxis vollkommen analog sind, insofern auch sie den beweglichen Organismus in das Optimum seines Licht- bezw. Wärmebedürfnisses führen. Wenn also eine Abstufung von Licht und Wärmeintensitäten gegeben ist, so vollziehen die Organismen in infraoptimalen Intensitäten positive, in supraoptimalen Intensitäten negative taktische Bewegungen.

Für Thermotaxis liegen nur wenige Angaben vor, und deshalb wollen wir diese vorwegnehmen. Thermotaxis ist bei gewissen Infusorien, einigen Amöben (Verworn 1901, S. 473) und besonders bei den Myxomyceten gefunden worden. Bei letzteren hat Stahl (1884) eine positive Thermotaxis festgestellt, als er ein Fuligo-Plasmodium auf der einen Seite in Wasser von 30°, auf der anderen in solches von 7° eintauchen ließ. Er vermutete auch schon, daß bei höheren Temperaturen die positive in negative Thermotaxis übergehen würde. Diese Vermutung hat durch die Experimente Wortmanns (1885) ihre Bestätigung gefunden. Danach liegt für Fuligo das Temperaturoptimum bei 36°, und bei Anwendung höherer Temperaturen tritt negative Thermotaxis ein. Ob es nötig ist, bei diesen Versuchen eine Temperaturdifferenz von 20° zwischen den beiden Enden des Plasmodiums zu unterhalten, ist nicht bekannt; wahrscheinlich genügt ein geringerer Unterschied in der Temperatur.

Auch Phototaxis, und zwar negative Phototaxis, ist bei Plasmodien festgestellt; viel eingehender aber hat man die Reizwirkung des Lichtes an Schwärmsporen studiert, deren Ansammlung an der hellsten Stelle diffus beleuchteter Gefäße schon lange bekannt ist. Es findet sich die Phototaxis in erster Linie an den Schwärmsporen der Algen, doch kommt sie auch bei farblosen Schwärmern (Chytridium, Polyphagus, Bodo) vor; die Farnspermatozoiden besitzen sie aber nicht. Daß auch bei der Phototaxis die Reaktion in vielen Fällen von der Lichtintensität abhängt, das hat Strasburger (1878) nachgewiesen. Beobachtet man Schwärmsporen in einiger Entfernung vom Fenster, so sieht man dieselben in der Regel ihre Längsachse in die Richtung der dominierenden Lichtstrahlen einstellen und das Vorderende dieser Lichtquelle zuwenden. So müssen sie sich also bei geradliniger Bewegung am hellsten Ort ansammeln. Nähert man aber dieselben Schwärmsporen dem Fenster immer mehr, so erreicht man schließlich

eine Helligkeit, bei der sie das Licht fliehen. Zwischen der zu großen und der zu kleinen Lichtintensität liegt nun offenbar das Optimum, das aufzusuchen die Bedeutung der phototaktischen Bewegung ist. Namentlich Oltmanns (1892) hat in dieser Richtung lehrreiche Versuche angestellt. Er bot schwärmenden Volvoxkolonien eine weitgehend abgestufte Beleuchtung und sah sie dann stets eine bestimmte Lichtintensität aufsuchen. Aber nicht alle Exemplare streben nach derselben Intensität, das Lichtbedürfnis oder, wie man auch zu sagen pflegt, die Lichtstimmung hängt in hohem Maße von dem Entwicklungszustand des Organismus ab. Die weiblichen Volvoxkugeln suchten in Oltmanns Versuchen eine viel geringere Helligkeit auf als die ungeschlechtlichen Exemplare, und in ihrem Lichtoptimum führten sie dann höchst eigenartige, noch näher aufzuklärende Bewegungen aus. Auch äußere Einflüsse sind von Bedeutung für die Lichtstimmung. Nach andauernder, starker Beleuchtung und auch bei hoher Temperatur ist die Lichtstimmung eine höhere, es werden also höhere Lichtintensitäten aufgesucht (Strasburger, Oltmanns).

Aus der Ansammlung der Schwärmsporen an einem Punkt innerhalb eines Gefäßes mit allmählich abgestufter Lichtintensität ist auf positive und auf negative phototaktische Bewegung zu schließen, außerdem aber auf Indifferenz bei der Intensität, in der die Ansammlung erfolgt. Während nun bei manchen Schwärmern der Indifferenzpunkt keine allzu eng begrenzte Zone ist, scheint er bei anderen wirklich ein Punkt zu sein; denn Strasburger sah positiv phototaktische Schwärmer mit der Zunahme der Helligkeit (oder der Stimmung) ganz plötzlich in negativ phototaktische sich verwandeln, ohne daß sie dazwischen eine Zeitlang indifferent gewesen wären.

Wie beim Heliotropismus, so hat man auch bei der Phototaxis vielfach die Frage erörtert, ob der Richtung oder der Intensität des Lichtes der maßgebende Einfluß zukomme. Ein Zweifel besteht ja nicht darüber, daß im allgemeinen die phototaktischen Bewegungen in der Natur so ausgeführt werden, daß der Schwärmer seine Längsachse in die Lichtrichtung stellt; ebensowenig kann man es aber bezweifeln, daß es für die Pflanze nicht auf die Erzielung einer bestimmten Richtung der sie durchsetzenden Strahlen ankommt, sondern auf die Gewinnung einer optimalen Lichtintensität. Es frägt sich nur, ob man experimentell Bedingungen herstellen kann, unter denen in der Richtung vom hellen Teil des Versuchsraumes zum dunkleren keine Lichtstrahlen gehen. Nach Oltmanns kann man das in der Weise erreichen, (Fig. 170) daß man die parallelen Sonnenstrahlen senkrecht auf die Seitenwand eines Glastroges fallen läßt, in dem die Schwärmer schwimmen, und unmittelbar vor der der Sonne exponierten Wand einen Keil aus Tuschegelatine anbringt. Dann wird die Richtung der Lichtstrahlen in der Glasschale parallel sein (den Pfeilen entsprechend), ihre Intensität aber wird vom einen zum anderen Ende kontinuierlich sinken. Werden nun phototaktische Organismen im

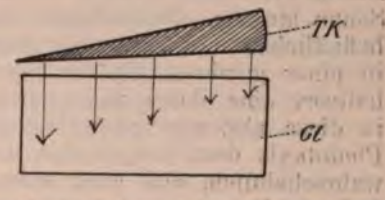


Fig. 170. Grundriß der Oltmannsschen Versuchsanordnung. *Gl* Glasgefäß mit den Versuchspflanzen. *Tk* Tuschekeil. Die Pfeile markieren die Lichtrichtung im Versuchsraum; ihre Größe die Intensität des Lichtes.

Wasser des Gefässes gleichmäßig verteilt, so müssen sie sich alle an der allein beleuchteten Vorderwand, und zwar wiederum gleichmäßig verteilt, ansammeln. Suchen sie aber eine bestimmte Helligkeit auf, so müssen sie sich senkrecht zu der Strahlenrichtung bewegen. Der Erfolg des Versuches ist schon mitgeteilt, es findet Ansammlung in einer bestimmten Lichtintensität, dem Optimum, statt. Allein es lassen sich mehrere Einwände machen, die die Beweiskraft des Experimentes erschüttern. Zunächst hat Oltmanns das Sonnenlicht nicht horizontal und senkrecht auf den Tuschekeil gelenkt, sondern er hat es in seiner natürlichen Richtung auf die dunkle Seitenwand fallen lassen, und dadurch ist die Verteilung der Lichtintensität und namentlich der Strahlengang im Kulturgefäß wenig übersichtlich geworden. Aber selbst wenn der Versuch in der Weise ausgeführt worden wäre, wie wir ihn zuerst dargestellt haben, wären nicht alle Bedenken beseitigt. Wenn das lichtabsorbierende Prisma ganz homogen ist, und hinter ihm sich ein leerer Raum befindet, dann trifft freilich unsere Voraussetzung über den Gang der Lichtstrahlen und die Helligkeitsverteilung zu, allein im Tuscheprisma selbst, an den Glasteilen, schließlich sogar an den im Wasser verteilten Organismen findet überall Lichtreflexion statt, und dadurch wird die Beweiskraft des Versuches ganz erschüttert (Towle 1900). (Vgl. S. 583.)

Zu den physikalischen treten physiologische Schwierigkeiten. Rothert's (1901) Bemerkungen über strophische und apobatische Taxien gelten natürlich nicht nur für Chemotaxis, sondern allgemein. Apobatische Phototaxie ist sogar schon lange bekannt. Wir verdanken Engelmann (1882) höchst lehrreiche Versuche mit Euglena, die gar keinen Zweifel darüber lassen, daß diese Organismen beim Uebergang von hell in dunkel zurückprallen. Ein begrenzter Lichtfleck in dunkler Umgebung wirkt also auf sie als Falle. Auch andere, ältere Versuche, die von Cohn (1852) und Famintzin (1867) ausgeführt und von Strasburger (1878) bestätigt worden sind, lassen sich ohne die Annahme einer apobatischen Phototaxis nicht verstehen. Bei diesen Versuchen befanden sich Euglenen, Stephanosphaera, Haematococcus etc. in flachen Schalen, die direkt von der Sonne beschienen waren, in denen also die Helligkeit überall gleich groß war. Wurde nun ein schmales Brettchen quer über die Schale gelegt, so sammelten sich die beweglichen Organismen bald in dessen Halbschatten, sie verließen sowohl die Orte, wo der Kernschatten lag, als auch die, wo die direkte Sonne hinkam. Nun können aber die in allseitig gleicher Helligkeit befindlichen Schwärmsporen unmöglich eine Kenntnis davon haben, daß in einer gewissen Entfernung von ihrem augenblicklichen Aufenthaltsort eine ihnen mehr zusagende Helligkeit herrscht; sie können in diese also nur zufällig gelangen und dann durch apobatische Phototaxis dort festgehalten werden. Es ist uns im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch Volvox apobatisch phototaktisch ist, ohne daß wir ihm deshalb strophische Phototaxis absprechen wollten. Es müssen also neue Untersuchungen ausgeführt werden; dann erst wird es möglich sein, zu sagen, inwieweit Lichtintensität und Strahlenrichtung die phototaktischen Bewegungen beeinflussen.

Nach unseren Erfahrungen beim Heliotropismus wird man erwarten dürfen, daß auch die Wellenlänge des Lichtes bei der Phototaxis nicht gleichgültig ist. In der Tat haben diesbezügliche Versuche ergeben, daß den stärker brechbaren Strahlen offenbar eine

viel größere phototaktische Wirkung zukommt, als den schwächer brechbaren.

Ueber die primäre physikalische oder chemische Wirkung des Lichtes, die zur Perzeption führt, ist gar nichts bekannt. Auch der Ort der Lichtperzeption ist noch nicht genügend erforscht. Für strophische Phototaxis werden wir wie bei der Chemotaxis annehmen müssen, daß der Organismus auf Beleuchtungsdifferenzen zwischen Vorder- und Hinterende reagiert, bei der apobatischen Taxis aber wäre eine Lokalisation der Lichtperzeption am Vorderende wohl möglich. Bekanntlich tragen nun viele Schwärmsporen etc. am farblosen Vorderende einen rot gefärbten Fleck, den man als Augenfleck zu bezeichnen pflegt, dem man also Lichtempfindung zugeschrieben hat. Allein ein solcher Fleck fehlt bei gewissen phototaktischen Schwärmsporen völlig, und damit dürfte es wenig wahrscheinlich sein, daß er anderwärts eine Bedeutung für die Lichtperzeption hat.

Auch eine richtende Wirkung des galvanischen Stromes auf frei bewegliche Organismen ist bekannt (Galvanotaxis); sie ist besonders für Amöben und Infusorien, jedoch auch für höhere Tiere nachgewiesen (Verworn 1901, S. 476); zweifellos wird sie auch bei typisch pflanzlichen Objekten aufzufinden sein. Amöben und Infusorien stellen sich im allgemeinen mit ihrer Längsachse in die Richtung des Stromes und kriechen oder schwimmen dem negativen Pol zu; gewisse Flagellaten verhalten sich gerade umgekehrt, sie sammeln sich am positiven Pol an. Es beruht sehr wahrscheinlich die Galvanotaxis nicht auf einer Empfindlichkeit der Organismen für den elektrischen Strom selbst, sondern für die chemischen Zersetzungen, die derselbe herbeiführt. Nach Loeb und Budgett (1897) entsteht auf der Anodenseite des Organismus freies Alkali, und dieses verursacht negativ chemotaktische Wanderung zur Kathode. Wie sich die zur Anode wandernden Flagellaten verhalten, bleibt noch aufzuklären.

Schließlich hätten wir noch die Geotaxis zu besprechen, die für Bakterien, Flagellaten etc. durch Schwarz (1884), Aderhold (1888) und Massart (1891 b) angegeben worden ist. Viele Organismen bewegen sich bei Ausschluß anderer Richtkräfte nach oben, sind also negativ geotaktisch. Massart fand von zwei Spirillen, die tonotaktisch und aerotaktisch gleich reizbar waren, das eine positiv, das andere negativ geotaktisch. — Ob es sich bei der Geotaxis um eine Reizbarkeit handelt, die man dem Geotropismus an die Seite stellen kann, scheint uns sehr fraglich; denn eine geotaktische Aufwärtsbewegung z. B. bringt den Organismus ja nicht in Bedingungen, unter denen die Einwirkung der Schwerkraft verändert wird, während ihn eine phototaktische Bewegung in andere Lichtintensitäten, eine chemotaktische oder eine osmotaktische Bewegung in andere Konzentrationen führt.

Es kann jedoch für einen Organismus mit bestimmten Lebensgewohnheiten nützlich sein, hohe oder tiefe Schichten des flüssigen Mediums aufzusuchen. Dann liegt aber auch die Vermutung nahe, daß einem solchen Organismus eine Empfindung zukäme, wie tief in der Flüssigkeit er sich befindet. Eine solche Empfindung kann indes nicht irgendwie durch die Schwerkraft direkt zustande kommen, wohl aber könnte sie durch Perzeption des Druckes der Flüssigkeit vermittelt werden. In der Tat hat Jensen (1893) die sog. Geotaxis auf die Perzeption von Druckdifferenzen zurückzuführen gesucht,

freilich ohne daß es ihm gelungen wäre, dafür einen exakten Beweis zu liefern.

Taktische Bewegungen sind nicht auf die freilebenden Organismen beschränkt; sie finden sich auch in dem von der Zellwand umschlossenen Protoplasma und treten besonders anschaulich an gewissen Organen desselben, nämlich den Chloroplasten und den Zellkernen, hervor. Bei den ersteren sind auffallende phototaktische, bei den letzteren hauptsächlich traumatotaktische, also nach Verwundung eintretende Bewegungen bekannt. Die Bewegungen der Chloroplasten betrachten wir zweckmäßigerweise zuerst an Mesocarpus. In den zylindrischen Zellen dieser Alge befindet sich nur ein einziger Chloroplast, der die Gestalt eines flachen, rechteckigen Bandes hat. Die Fig. 171, I stellt die Lage dieses Bandes im Zellquerschnitt dar, wenn Licht mittlerer Intensität einfällt. Der Chloroplast benimmt sich unter diesen Umständen wie ein heliotropisches Blatt, er stellt sich senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen und bietet diesen seine größte Fläche dar. Steigt aber die Lichtintensität, so macht die Chlorophyllplatte eine Drehung um 90° und wendet also schließlich dem Licht die Kante zu (entsprechend der Profilstellung der Laubblätter). Die betreffenden Versuche kann man sich jeden Augenblick vor Augen führen, sie sind seit ihrer ersten Beschreibung durch Stahl (1880) sehr beliebte Vorlesungsexperimente geworden. Trotzdem bleiben wichtige Details bei diesen Bewegungen noch ganz unaufgeklärt. Bewegt sich das Chlorophyll aktiv? Bewegungsorgane sind an ihm nicht entdeckt. Bewegt es sich passiv? Wie kommt es, daß das dann aktive Protoplasma richtig angreift und nur solange die Chlorophyllplatte dreht, bis sie in der zweckmäßigen Stellung ist? Handelte es sich einfach darum, daß bei Zunahme der Lichtintensität eine bisher auf der meistbeleuchteten Außenseite der Zelle befindliche Protoplasmamasse sich von der hellsten Stelle zurückzöge und dabei das Chlorophyll passiv mitnähme, dann wäre noch alles verständlich. Tatsächlich muß aber das Protoplasma, welches der einen Flanke des Chloroplasten angrenzt, gerade die entgegengesetzte Bewegung machen wie das gegenüber befindliche. Unverständlich ist, daß nach einer genügend langen Beleuchtung auch im Dunkeln die Drehung nur soweit ausgeführt wird, als sie am Licht erfolgen würde (Lewis 1898); denn man weiß gar nicht, woran die Platte es merkt, daß sie nun eine Drehung von 90° vollzogen hat.

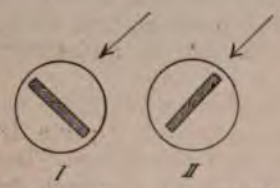


Fig. 171. Schematische Querschnitte durch Mesocarpuszellen. In der Mitte (schraffiert) die Chlorophyllscheibe. Die Pfeile bedeuten die Lichtrichtung.

Einfacher liegen die Verhältnisse, wenn viele und dafür kleinere Chlorophyllkörner in einer Zelle gegeben sind. Auch hier finden wir eine Flächenstellung und eine Profilstellung, dieselben kommen aber nicht durch einfache Drehung der Chloroplasten an Ort und Stelle zustande; es treten vielmehr ausgiebige Ortsveränderungen auf. Die Flächenstellung wird dadurch erreicht, daß die Chlorophyllkörner auf die beleuchteten Wände der Zelle sich begeben, die Profilstellung dadurch, daß sie die senkrecht zum Licht gestellten Wände aufsuchen. Die Figur 172 stellt Querschnitte durch Lemna trisulca dar; durch Pfeile ist die Richtung des Lichtes markiert; bei *T* befinden sich in diffusem Licht die Chlorophyllkörner in Flächenstellung, bei *S* in

direktem Sonnenlicht in Profilstellung. Man bemerkt, daß außerdem auch noch eine Nachtstellung *N* existiert, in welcher die Körner teils Profil, teils Flächenstellung haben, aber stets die Außenwände der Zelle freilassen. Diese Nachtstellung findet sich keineswegs bei allen Pflanzen; viele Schattenpflanzen und Wasserpflanzen behalten auch im Dunkeln an allen Chloroplasten die Flächenstellung. Bei ausgeprägten Sonnenpflanzen kann aber schon durch relativ geringe Lichtabnahme die nächtliche Profilstellung erzielt werden. Auch die Tagesprofilstellung tritt bei verschiedenen Pflanzen in ganz verschiedener Lichtintensität ein. Bei Schattenpflanzen liegt diese Intensität tief, bei Sonnenpflanzen hoch. Selbst in den Zellen eines Blattes zeigen sich Differenzen: die untere Zellschicht von Elodea läßt erst in höherer Lichtintensität die Flächenstellung eintreten, als die obere (Moore 1887). — Die Bedeutung der Profilstellung in hellem Licht ist im allgemeinen verständlich, wir haben dieselbe Einrichtung am einzelnen Chlorophyllkorn, wie wir sie am beweglichen Blatt fanden, das Organ kann sich je nach Bedürfnis eine größere oder kleinere Lichtmenge verschaffen. Recht unklar aber ist die nächtliche Profilstellung. — Für das Zustandekommen der beiderlei Stellungen gilt das bei Mesocarpus gesagte; wir wissen nichts Sicheres, ob die Bewegungen passiv oder aktiv sind, doch sind sie, wenn passiv, leichter verständlich als dort. — Auf die Mitteilung einiger anderer mit dem Licht zusammenhängender Erscheinungen an Chlorophyllkörnern, so die Zusammenballungen und die Ansammlungen in den Zellecken bei zu hoher Lichtintensität, ferner ihre Gestaltänderungen in den Pallisadenzellen, können wir nicht mehr eingehen; erwähnt sei nur noch, daß die Wanderungen der Chloroplasten oft schon äußerlich an der Pflanze durch die heller oder dunkler grüne Farbe zu erkennen sind.

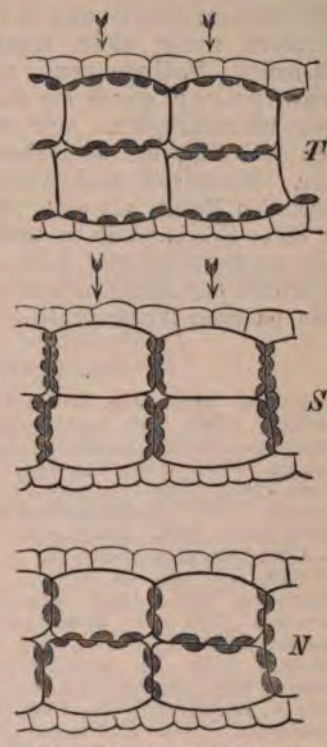


Fig. 172. Querschnitte durch Lemna trisulca. Stellung der Chlorophyllkörner bei *T* in diffusem Tageslicht, bei *S* in starker Sonne, bei *N* in der Nacht. Nach Stahl 1880. Aus „Bonner Lehrbuch".

Passive Ortsveränderungen des Zellkernes können überall bei starker Plasmabewegung beobachtet werden; sie sind autonomer Natur. Induzierte Bewegungen, Wanderungen nach einer bestimmten Stelle, findet man nach Verwundungen. Es hat zuerst Tangl (1884) gezeigt, daß auf Verwundungen in der Epidermis der Zwiebelschuppe die Zellkerne in der Richtung auf die Wundfläche vorrücken und sich an den der Wundstelle zugekehrten Zellwänden anlagern; ebenda entstehen auch starke Protoplasmaansammlungen. Nachdem dann Nestler (1898) die weite Verbreitung solcher Traumatotaxis konstatiert hatte, verdanken wir Nemec (1901) die eingehendste Untersuchung derselben, insbesondere auch die Feststellung, mit welcher

gkeit der Wundreiz sich fortpflanzt, und wie rasch die
ızstellu g" wieder der „Normalstellung" weicht. Etwas prinzipiell
es könn ten wir durch näheres Eingehen auf diese Erscheinungen
t erfahren, deshalb verweisen wir auf Nemec. Andere auffallende
obachtungen über Wanderungen des Zellkernes haben in der letzten
it Miehe (1901) und Koernicke (1901) gemacht: sie sahen den
l ern unter nicht scharf präzisierbaren, aber jedenfalls recht
alen Bedingungen, vielfach wohl gerade auch nach Ver-
ndungen durch die anscheinend intakte Zellwand zur Nachbar-
e überschlüpfen. Wir erwähnen diese Beobachtungen hauptsäch-
deshalb, weil bei früherer Gelegenheit schon von ihnen die Rede
r. Wenn sich nachweisen ließe, daß diese Kernübertritte an ganz
rmalen Zellen als eine physiologische Reaktion auftreten, so wäre
diese Erscheinung in mehrfacher Hinsicht von größter Wichtigkeit.
solcher Nachweis fehlt aber, und es ist im Gegenteil wahrschein-
n, daß der Kernübertritt ein ganz pathologischer und vielleicht auch
ein passiver Vorgang ist.

Literatur zu Vorlesung 43.

erhold. 1888. Jen. Ztschr. f. Naturw. 22, 310.
Bary. 1864. Die Mycetozoen, 2. Aufl. Leipzig.
jerinck. 1893. Centralbl. Bact. 14.
ler. 1900. Annals of Botany 14, 543.
n. 1852. Ztschr. f. wiss. Zoolog. 4, 111.
rwin. 1876. Insektenfressende Pflanzen (Carus). Stuttgart.
elmann. 1881. Pflügers Archiv 26.
1882. Pflügers Archiv 29.
1883. Bot. Ztg. 41, 4.
intzin. 1867. Jahrb. wiss. Bot. 6, 1.
nings. 1897 u. f. Zitiert nach Rothert 1901.
ssen. 1893. Pflügers Archiv 53.
Jönsson. 1883. Ber. D. bot. Ges. 1, 512.
Lewis. 1898. Annals of Botany 12, 418.
Loeb u. Budgett. 1897. Pflügers Archiv 65.
Koernicke. 1901. Sitzungsber. niederrh. Ges. Bonn.
Massart. 1889. Archives de Biologie (van Beneden et Bambeke) 9, 515.
— 1891 a. Bullet. Acad. Belg. 22.
— 1891 b. Bullet. Acad. Belg. 22, 158.
Miehe. 1901. Flora 88, 105.
Miyoshi. 1897. Journal of College of Sc. Tokyo 10, II, 143.
Moore, Sp. le Marchant. 1887. Journal Linn. Soc. 24, 200.
Nemec. 1901. Reizleitung u. reizleitende Strukturen. Jena.
Nestler. 1898. Sitzungsber. Wiener Akad. Math. nat. Kl. 107, I, 706.
Oltmanns. 1892. Flora 75, 183.
Pfeffer. 1884. Unters. bot. Institt. Tübingen 1, 363.
— 1888. Unters. bot. Institt. Tübingen 2, 582.
Rothert. 1901. Flora 88, 371.
Schwarz, Fr. 1884. Ber. D. bot. Ges. 2, 51.
Stahl. 1880. Bot. Ztg. 38, 297.
— 1884. Bot. Ztg. 42, 145.
Stange. 1890. Bot. Ztg. 48, 107.
Strasburger. 1878. Wirkung des Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen. Jena.
Tangl. 1884. Sitzungsber. Wiener Akad. Math. nat. Kl. 90, I, 10.
Towle. 1900. Ann. Journal of Physiol. 3, 360.
Verworn. 1901. Allgem. Physiologie, 3. Aufl. Jena.
Voegler. 1891. Bot. Ztg. 49, 641.
Winogradsky. 1887. Bot. Ztg. 45, 493.
Wortmann. 1885. Ber. D. bot. Ges. 3, 117.

Register.

Abfallprodukte 213.
Abkühlung durch Leitung 491.
— durch Strahlung 491.
— durch Transpiration 55, 491.
Absorption im Boden 113, 114.
— des Lichtes im Chlorophyll 156.
— der Wärme 490.
Achselsproß 338.
adventiv 346.
adventive Embryonen 453.
Aepfelsäure, Chemotaxis 668.
aequimolekular 20.
Aerobionten 258, 649.
Aerotaxis 129, 668, 674.
Aerotropismus 597.
Aeste s. Zweige.
Aether, chemotaktisch 668.
— Einfluß auf Assimilation 235.
— — auf Atmung 235, 244.
— Herabsetzung der Empfindlichkeit 636.
— Verwendung beim „Treiben“ 422.
ätherische Oele 7, 213.
Aethylalkohol s. Alkohol.
Aggregate von Zellen 331.
Aggregation 615.
akropetal 333.
Albumine 170.
Albumosen 169.
Aleuron 193.
Alinit 285.
Alkaloide 7, 213.
Alkohol bei Gärung 251.
— bei intramolekularer Atmung 245.
Alkoholase 256, 257.
Alkohole, höhere, bei Gärung 259.
Alpenpflanzen 389.
Aluminium 106.
Amidoorganismen 220, 292.
Amidosubstanzen 6, 169.
— Assimilation 173.
— Bildung 210.
— Reservestoffe 197.
— Veränderung in Keimpflanzen 210.
— Wanderung 202.
Ammoniak, Assimilation 163.
— Bildung aus Harnstoff 272.
— — aus Pepton 242.
— Oxydation 273.
Ammoniak, Vorkommen in der Natur 164.
— Vorkommen im Boden 166.
amöboide Bewegung 658.
amphibische Pflanzen 307.
Amphimixis 454.
Amylase 184.
Anaerobionten 258.
— biologische Bedeutung 261.
— Sauerstoffbedarf 260.
— Schädigung durch Sauerstoff 261.
Anästhetica s. Narkotica.
Analyse s. Zusammensetzung.
Anaphasen der Kernteilung 327.
Angepaßtsein 477.
Anilinfarbstoffe. Osmose 25.
Anisophyllie 381.
Anlagen 454.
— latente 457, 461, 483.
Anordnung der Seitenglieder 333.
anorganische Bestandteile s. Asche.
Anpassung 475.
— aktive 475.
— an äußere Faktoren 475.
— — — — Vererbbarkeit 479.
— an Funktion s. Anpassung, funktionelle.
— an Konzentration 217.
— an Standort 307.
— direkte 308.
— funktionelle 304, 404, 479.
— — Vererbbarkeit 480.
— passive 477.
— vererbte 308.
Anpassungscharakter 472.
Anpassungsfähigkeit 475, 478.
— erbliche Fixierung 476.
Anstöße, äußere, b. Schleuderbewegungen 526.
— äußere, s. Reize.
Anthere, Oeffnungsbewegung 513.
Antienzyme 190.
Antiklinen 341.
Apogamie, Aposporie 439.
Apposition s. Zellhaut, Wachstum.
Arbeitsleistung 299, 489.
— bei der geotropischen Krümmung 540.
— durch Quellung 503.
— durch Turgor und Wachstum 521.

— Qualität 96.
Asci, Sporenausschleuderung 522.
Asomatophyten 522.
Asparagin 173 s. Amidosubstanzen.
— Anhäufung im Dunkeln 211.
— Einfluß auf Diastase 184 Anm.
— Nährstoff 174, 220.
Assimilate, Verwendung 178.
Assimilation der Aschensubstanzen 102, 215.
— des Kohlenstoffs durch Autotrophe (s. Kohlensäure) 126.
— des Kohlenstoffs durch Heterotrophe 216.
— des Stickstoffes s. Ammoniak, Asparagin, Amidosubstanzen, Eiweiß, Stickstoff, Pepton, Salpetersäure.
— eigentliche 314.
Assimilationsprodukte.
— bei CO_2-zerlegung 135.
— bei N-assimilation 167.
— Menge 139, 142.
Atmung 230.
— Abhängigkeit vom Entwicklungszustand 233.
— Abhängigkeit vom Licht 243.
— — vom Sauerstoff 244.
— — von stofflichen Einflüssen 244.
— — von der Temperatur 243.
— — vom Wassergehalt 416.
— Bedeutung 248.
— Geschichte unserer Kenntnisse 249.
— Größe 233.
— Intramolekulare 245, 385.
— Koefficient CO_2/O_2 237, 241.
— — — abhängig vom Material 241.
— und Lichtproduktion 495.
— Material 237, 247.
— Nachweis 231.
— — in der chlorophyllhaltigen Zelle 234.
— primäre Spaltung 247.
— Produkte: Alkohol 245, Kohlensäure 232, organische Säuren 238, 239, Wasser 237.
— bei nyktitropischer Krümmung
Auxanometer 349.
Averrhoa, autonome Bewegung 6

Bacterium radicicola 288.
Bäume, Jahresperiode 420.
— winterliche Verwandlung von in Fett 208.
Bakterien, Bewegungen s. Schwi wegung, Chemotaxis, Aerotaxis
— Ernährung s. Heterotrophe.
Bakteroiden 288, 290.
Basidiobolus, Entwicklung 300.
— — abhängig von Ernährung 3
Basis 332.
— bei Regeneration 402.
Bastarde, hetero- und homodynam
— Mittelbildungen 456.
— neue Eigenschaften 457.
— Rückschläge 457.
— Spalten 458.
— Sterilität 458.
— Vegetationskraft 457.
Bauchseite 336.
Baustoffe 178.
Befruchtung 433, 438, 441.
— Bedeutung 449, 460.
— des Embryosackkernes 452.
Beggiatoa 267.
— Organische Nährstoffe 270, 278.
— Oxydation des H_2S 267.
— — des S 269.
— Sauerstoffbedarf 268.
Benzolderivate als Nährstoffe 218.
Bernsteinsäure bei Gärung 255.
Berührung s. Kontakt.
Beschleunigung des Wachstums
bei Geotropismus 537.
bei Haptotropismus 608.
bei Nyktitropismus 618.
durch Reize 363.
Betriebsenergie 248, 497, 498.
Betriebsstoffe 178.
Bewegung 4, 497.

Bewegung induzierte 529.
— kreisende 562.
— lokomotorische 529, 655.
— paratonische 529.
— passive 499.
— Ursachen s. Cilien, Kohaesion, Protoplasma, Quellung, Schrumpfung, Turgor, Wachstum.
Biegungsfestigkeit der Gelenke 624, 633
bilateral 336.
Blatt 338.
— akropetale Entfaltung 356.
— Assimilation der CO_2 130, 304.
— Aufnahme von Ammoniak 166.
— — — Aschesubstanzen 96.
— — — Kohlensäure 146.
— — — organischen Stoffen 137, 224.
— — — Wasser 42.
— Auswanderung von Stoffen 198.
— Bewegungen durch Reize s. diese.
— — autonome s. autonom.
— Etiolement 371.
— Lichtlage 574, 576.
— Regeneration 401.
— Wachstum 355 - 357.
Blattbildung 342.
Blattkletterer 611.
Blattstellung 334.
— mechanische Theorie 412.
Blattstiel 356.
Blüte 427, 440.
Blütenbildung durch spezifische Stoffe 427.
— an Stecklingen 446.
— Ursache 444, 446.
— und vegetatives Wachstum 446.
Blütenpflanzen, Arbeitsteilung und Differenzierung 303.
— Entwicklung 303.
— Gliederung 303.
Bluten 62.
— Bedeutung 69.
— Bedingungen 65, 66.
— Dauer 64.
— Druck 64.
— lokales 67.
— Mechanik 67.
Blutungssaft 63.
Boden, Absorption 113.
— Ausnützung durch Wurzel 33. 118.
— Besiedelung durch Pflanzen 113.
— Entstehung 111.
— Nährstoffgehalt 112.
— Sauerstoffgehalt 32.
— ursprünglicher 111.
— Verschwemmungs- 111.
— Wassergehalt 32.
Boden und Landwirtschaft 123.
— und Pflanzenverteilung 119.
bodenstet und bodenvag. 120.
Brutknospen 443, 447.
Buttersäure, Gärungsprodukt 261, 263, 264.
Butylalkohol, Gärungsprodukt 259.

Caesium 103.
Calcium 103.
Calciumoxalat 171.
Callus, Entstehung 399.
— Organbildung 401.
Cambium 358, 428.
Carnivoren 223.
Catasetum, Schleuderbewegung 527.
Cellulose als Reservestoff 191.
— Lösung durch Cytase 191.
— — durch Pilze 221.
— Vergärung 264.
Centrosoma 451.
Chemische Reize
— — bei Pilzsporen und Pollenkörnern 386.
— Reize, gestaltender Einfluß 386.
— — s. auch Chemotropismus, Chemotaxis, Drosera, Gallen, Gifte, Mimosa, Ranken.
Chemotaxis 668.
— durch Aepfelsäure 668.
— apobatische 672.
— Bedeutung 668.
— durch Gase 674.
— negative 8.
— positive 10.
— Reizmittel 668, 670, 674.
— Reizperzeption 674.
— Reizschwelle 669.
— Repulsion 670.
— strophische 672.
— Vorkommen 668, 671.
— Webersches Gesetz 669.
Chemotropismus 594.
— durch Gase 597.
— durch gelöste feste Körper 594.
— bei Pilzen 594.
— bei Pollenschläuchen 596.
— Webersches Gesetz 596.
Chlor 102.
Chloroform s. Narkotica.
Chlorophyll, Chemie und Physik 132.
— Einfluß der Dunkelheit 375.
Chloroplast 9.
— Organ der CO_2-zersetzung 131.
Chlorose 104.
Cholesterin 6.
— in der Plasmahaut 29.
Chromatin 326.
Chromosomen 326.
— Bildung 462.
— als Vererbungssubstanz 462.
— Zahl 450, 463.
Cilien, Bewegungsorgane 657.
Circumnutation 652.
Citronensäure 238.
Clostridium Pasteurianum 283.
Cuscuta CO_2-assimilation 226.
— Winden 611.
Cyclanthera, Schleuderbewegungen 525.
Cynareen, Reizbewegungen der Stamina 640.
Cytase 184, 191, 221.
Cytoplasma 9.

Darwinsche Theorie 469.
Dauergewebe 360.

Dehnbarkeit der Zellwand 519, 641.
Dehnung der Zellwand durch osmotischen Druck 518
Denitrifikation 281.
Desmodium, autonome Bewegung 651.
Destruktiver Stoffwechsel 250.
Deszendenztheorie 408.
Dextrose s. Kohlehydrate.
Dextrin aus Stärke 181.
Diageotropismus 550.
Diaheliotropismus 573.
Diastase 181, 184.
— Beschaffenheit 182.
— Bildung, regulatorische 222.
— Einfluß der Temperatur 183.
— — von Beschleunigern 183.
— — — Giften 183.
— Vorkommen 182, 199, 222.
Diatomeen, Bewegung 658.
Dichotomie 333.
Dickenwachstum 358.
— exzentrisches 382.
— Verkürzung dabei 359.
Differenzierung 305.
Diffusion 16.
— der Kohlensäure 147.
— Ursache der Stoffwanderung 204.
— Ursache von Richtungsbewegungen 594, 668, 675.
Disaccharide, Hydrolyse 199.
Dissimilation 230.
Dissoziation 21.
Dominierende Merkmale 457.
dorsiventral 336.
Drehung (Torsion) 501.
Drosera, Aggregation 615.
— Bewegungen 612.
— Chemischer Reiz 614.
— Insektenfang 2.4, 612.
— Kontaktreiz 613.
— Mechanik der Krümmung 613.
— Nastie und Tropismus 615.
— Reizung, direkte 613.
— — indirekte 614.
Druck, Einfluß auf Organogenese 411.
— — — Seitenwurzeln 383.
— — — Teilungsrichtung der Zelle 383.
— — — Wachstum und Gestaltung 383.
— negativer der Gefäßluft 87.
— osmotischer, im Außenmedium 217, 517.
— — — — Schwankung 387.
— — Bedeutung 24, 518.
— — Bestimmung 23, 519.
— — Größe 23, 517.
— — Regulation 517.
— — Theorie 22.
— — Wirkung 518.
— als Reiz 382 s. auch Kontakt.
— durch die wachsende Pflanze 521.
Düngung 124, 125.
Dunkelheit s. Etiolement.
Dunkelstarre 367, 627.
Durchlüftungssystem 47.
dynamische Schichten 505.
Ecballium, Schleuderbewegungen 524.
Ei, Entwicklungshemmung 449.
— Entwicklungsreize 452.
Eigenwinkel 555.
Einflüsse, äußere, auf Wachstum 306, 363.
— korrelative, „ „ 305, 397.
— soziale „ „ 389.
einzellig 331.
Eisbildung 366.
Eisen 104.
Eisenbakterien 271.
Eiweiß 7, 170.
— Bildung 141, 167.
— — aus Amidosubstanzen 210.
— Chemie 168.
— Einteilung 170.
— als Reservestoff 193, 197, 198, 200.
— — — Lösung 169, 195.
— Veratmung 242.
— Vergärung 265
Eiweißorganismen 220.
elastische Dehnung der Zellhaut 320.
Elemente der Asche 98.
Elementarorganismus 313.
Elektion von Nährstoffen 218.
Elektrizität, Produktion 495.
Elektrotropismus 593.
embryonale Substanz 332.
— — Kontinuität 345.
embryonales Wachstum 346.
Endosmose 18.
Endosperm 180, 188.
— Entleerung 188.
— — ohne Embryo 188.
— — Einfluß von Sauerstoff und Chloroform 189.
energetische Wirkung 310, 363, 650.
Energie, Erhaltung 489.
— Formen in der Pflanze 489.
— Herkunft 489.
— mechanische 497.
— — durch Atmung 497.
— — — andere Vorgänge 498.
— Wechsel, 4, 487.
Entfaltung des Blattes 355.
— des Sprosses 353, 420, 421.
Entspannung der Zellhaut 521.
Entwicklung 303.
— der Glieder s. diese und Vegetationspunkt.
Entwicklungshemmung der Geschlechtszellen 454.
Entwicklungsreize 452.
Enzyme 181, 184.
— hydrolisierende 184.
— — anorganische 185.
— — katalytische Wirkung 185.
— — synthetische „ 186.
— — unvollständige Reaktion 186, 187.
— — Wirkung, spezifische 186.
— — — auf H_2O_2 186.
— oxydierende 247.
— zymotische 256.
ephemer 653
Epinastie, autonome 654.
— induzierte 554.

Epithem 71.
erbungleiche Teilung 465.
Erfrieren 366.
Erregung, geotropische 541.
— heliotropische 579.
— Leitung 548, 579.
Erwärmung durch Atmung 493.
— durch Strahlung 55.
erworbene Eigenschaften, Vererbung 478.
Essigbakterien 262.
Essigsäure, Gärprodukt 262, 264.
— Oxydation 262, 263.
Etiolement durch Lichtmangel 370.
— — — Bedeutung 373.
— — Stickstoffmangel 384.
Exosmose 18.
Experiment 4.

Fäulnis 266.
Farbstoffe 7, 213.
— Ausbildung im Dunkeln 376.
— Diosmose 25.
Feldspat, Verwitterung 111.
Fermente s. Enzyme.
Fernwirkung, physiologische 599.
Festigkeit des Stengels 304.
— der Zelle 304, 518.
Fette 6, 192.
— Assimilationsprodukte 192.
— Atmungsmaterial 241.
— Bildung aus Kohlehydraten 208, 212.
— Hydrolyse 192.
— Reservestoffe 192, 196.
— Verwandlung in Kohlehydrate 193.
Feuchtigkeit der Luft, Einfluß auf Transspiration 49.
— — — — — Wachstum 387, 418.
Flachsröste 265.
Flächen, minimae areae 328.
Flanke 336.
Flechten-Symbiose, Chemie 294.
— — morphogene Erfolge 396.
Fleischfresser s. Insektenfressende.
fluktuierende Variation 473.
Form und Stoff 311.
Formaldehyd, Assimilationsprodukt 137.
Formale Bedingungen 306, 528, 643, 648 bis 650.
formative Reize 363.
Formwechsel 4, 299, 302, 311.
Fortpflanzung 431.
— bei Algen 432.
— bei Basidiobolus 301.
— digene 454.
— bei Farnen 439.
— geschlechtliche 302, 434.
— durch Keime und Knospen 434.
— monogene 454.
— bei Phanerogamen 440.
— ungeschlechtliche 302, 434.
— Ursachen 435.
— Verhältnis zum Wachstum 436.
Fortpflanzungsorgane 432.
— accessorische 439, 442.
Früchte, Schleuderbewegungen 506, 523.
Frühjahrspflanzen, Periodizität 423.
Frühtreiben 421.
Füllwasser 513.
Funktion der Organe bei Blütenpflanzen 303.
Funktionshemmung, Erfolg 404.
Funktionsübertragung 404.
funktionelle Anpassung 304, 404, 479, 480.
— Reize 409.

Gabelung 33.
Gärung 259.
— alkoholische des Zuckers 251.
— — Bedeutung 258.
— — Einfluß des Sauerstoffes 257.
— — Gärmaterial 252.
— — Nebenprodukte 254.
— — Produkte 253.
— — Verhältnis zur Atmung 257.
— — Zymase 255.
— s. auch Buttersäure, Butylalkohol, Cellulose, Essigsäure, Pectin, organ. Säuren.
Gallen 390.
— von Dryophanta 394.
— durch Insekten 391.
— durch Pilze 390.
— von Spathegaster 393.
— Ursachen 395.
— Zweckmäßigkeit 395.
Galtonkurven 473.
Galvanotaxis 679.
Galvanotropismus 593.
Gameten 433.
Gase s. Kohlensäure, Sauerstoff.
Gasblasenzählen 128.
Gefäße, Bau 81—85.
— Funktionen 59, 208.
— Inhalt 86.
— Wasseraufnahme 61.
Gefrieren 366.
Gelenke an Blättern 560.
Generationswechsel 438, 439.
Geotaxis 679.
Geotropismus 530.
— bei dorsiventralen Organen 558.
— Erregung 541.
— in Gelenkblättern 561.
— Intermittierende Reizung 541.
— Klinostat 531.
— Knight's Versuch 531.
— korrelative Einflüsse 555.
— Krümmung s. diese.
— Nachwirkung 540.
— negativer 532.
— bei orthotropen Organen 530.
— Perzeption 544.
— bei plagiotropen Organen 549.
— positiver 532.
— Präsentationszeit 540.
— Protoplasmabewegung 548.
— Reizkette 548.
— bei Rhizomen 550.
— Ruhelagen 543, 551.
— bei Seitenwurzeln 551.
— bei Seitenzweigen 553.

Geotropismus, Statolithentheorie 545.
— Stimmung 555—557.
— Torsionen s. diese.
— bei Windepflanzen s. diese.
— Tyrosinbildung 548.
— Umstimmung 553.
— Windepflanzen.
— Zusammenwirken mit Heliotropismus 587.
Gestaltung 313.
Gewebespannung 361, 520.
Gifte, Einfluß auf Wachstum 385.
— als Reizstoffe 107.
Giftwirkung von Sexualzellen 460.
Gleitendes Wachstum 361.
Globoide 194.
Globuline 170.
Glukose als Assimilationsprodukt 140.
— als Atmungsprodukt 241.
— als Gärstoff 252.
— als Reservestoff 197.
— als Wanderstoff 208.
Glutamin 211 s. Amidosubstanzen.
Glycerin, Diosmose 24.
— Gärprodukt 255.
— Nährstoff 216.
Glycerinester 6.
Glykogen 228.
Glykoside 7, 213.
Grenzwinkel, geotropischer 551.
Griffel, reizbar durch Stöße 641.
Größe, spezifische 415.
Grundspirale 335.
Haftscheiben 383.
Hakenkletterer 562.
Hanfröste 265.
Haptotropismus 601.
— bei Algen 616.
— — Drosera 612.
— — Pilzen 616.
— — Ranken 601.
harmonische Ausgestaltung 305.
— Verkleinerung 384.
Harnstoff, Nährstoff 173, 174.
— Vergährung 272.

Harze 7.
Haustorien durch Kontakt 612.
Heliotropismus 568.
— bei Avena 579.
— Beziehung zum Geotropismus 568.
— durch diffuses und direktes Licht 576.
— bei dorsiventralen Organen 573, 575.
— Empfindlichkeit 580.
— Erregung 579.
— Flächenstellung 575.
— Krümmung s. diese.
— Leitung der Erregung 579.
— Lichtstärke 571.
— Lichtstimmung 572.
— in der Natur 573.
— negativer 568, 570.
— bei orthotropen Organen 569.
— bei Paniceen 578.
— Perzeption der Helligkeit 582, 586.
— — — Lichtrichtung 581.
Heliotropismus, Perzeption, Lokalisierung 578, 580, 581.
— Perzeption, Unterschied gegen Geotropismus 582.
— bei plagiotropen Organen 573, 577.
— positiver 569.
— Präsentationszeit 585.
— primäre Wirkung des Lichtes 585.
— Profilstellung 575.
— Reizbewegung 570.
— Reizkette 586.
— Reizschwelle 571, 584.
— Torsion s. diese.
— Webersches Gesetz 584.
— Wellenlänge des Lichtes 585.
— Zusammenwirken mit Geotropismus 587.
Heterotrophe, Ernährung mit Kohlenstoff 216.
— Ernährung mit Stickstoff 219.
— — — Humussubstanzen 221.
— Enzymbildung 221.
— Stoffwechsel 228.
Hochblätter 427.
Hoftüpfel 83.
Humusbewohner 221, 292.
Humusboden 123.
Hydathoden 70.
Hydrolyse 181, 184.
Hydrophyten 307.
Hydrotaxis 675.
Hydrotropismus 598.
Hygrophile 477.
hygroskopische Bewegungen 500.
Hypertrophien 391, 392.
Hyponastie 654.

Idioplasma 462.
— Verteilung in der Pflanze 464.
— — in der Zelle 461.
Impatiens, Schleuderbewegung 524.
individuelle Variation 473.
induzierte Bewegung 529, 642.
Insektenfressende Pflanzen 223.
— Reizbewegungen s. Drosera.
— Verdauung von Eiweiß 224.
interkalarer Vegetationspunkt 332, 35
Interkalarwachstum 316—320.
intermittierende Reizung 541.
Interzellularen 47, 128, 147, 236, 361.
Intramolekulare Atmung 245.
— — Beziehung zur Gärung 251.
— — Produkte 245.
Intussuszeption s. Zellhaut.
Inulin 197.
Invertase 184.
Ionen 21.
Jahresperiode s. Periodizität.
Jahrringbildung 428.
Jod 184.

Kältestarre 366.
Kalium 102.
Kalk 121.
Kalkfeindlich 121.
Kalkliebend 120.

Kapillarität bei Wasserleitung 89.
— des Lichtes 368.
Kardinalpunkte der Temperatur 151, 243, 364, 648.
Katalysatoren 185.
Keimfähigkeit 417.
Keimung der Samen, Stoffwandlung 177 ff.
Keimungsbedingungen 306.
Kern 9.
— Teilung 326, 329.
— Träger der Vererbung 462.
Kernholz, Wasserleitung 76.
Kette. Jaminsche 88.
Ketten von Auslösungen 647.
Kieselpflanzen 121.
Kieselsäure 106.
Kinoplasma 451.
Kletterpflanzen 562.
Klinostat 531.
— Theorie 541, 554 Anm.
Kobaltpapier 45.
Koeffizient, isosmotischer 21.
— ökonomischer 231.
Kohäsion des Wassers, Bedeutung für Wasserleitung 80, 88.
— — — — — Oeffnungsbewegungen 512.
— — — — — Quellung 515.
Kohlehydrate 6.
— als Assimilationsprodukte 141.
— als Atmungsmaterial 237.
— als Gärungsmaterial 252.
— als Reservestoffe 197, 198.
— Beziehung zu den Fetten 193.
Kohlensäure. Assimilation s. auch Assimilation.
— — abhängig von äußeren Faktoren 145, 150, 151.
— — — — Chlorophyll 127.
— — — — Licht 127.
— — Produkte 127, 135.
— Aufnahme 145—149.
— Ausscheidung durch Wurzel 116.
— Herkunft 127.
— Produkte 127, 135.
— Vorkommen 144, 145.
— Zerlegung 127, 135.
Kohlenstoffassimilation bei Autotrophen s. Kohlensäure.
— bei Heterotrophen 214.
Kohlenstoffverbindungen, Nährwert 216 bis 218.
Kohlenwasserstoff, Assimilationsprodukt 135.
Kolloidale Lösung 185.
Kolonien 331.
Kompaßpflanzen 576.
Kompensation 403.
Kontaktreiz 605.
— Bewegungen nach 601 ff.
— organogenetische Erfolge 383.
Kontinuität der embryonalen Substanz 345.
Kontraktionsschicht 505.
Konzentration, Einfluß auf osmotischen Druck 20.
— Einfluß auf Wachstum 385.
— Richtungsreiz 674.
Kork 6, 399.
Korrelationen 305, 397.
— Nachweis 398, 404, 405.
— quantitative und qualitative 403.
— Regulation des Wachstum 305.
— bei Reizbewegungen 646.
— Ursachen 409.
— zwischen Blättern und Knospen 403.
— — — und Leitstrang 403, 409.
— — Knospen 401.
— — Sprossen 403.
— — Zellteilen 409.
Korrosion der Stärke 188.
— durch die Wurzel 116.
Krankheit, Vererbung 419.
Kreislauf des Kohlenstoffes und Stickstoffes 295.
Kriechbewegung 658.
Krümmung 501.
— geotropische 533 ff.
— — Arbeitsleistung 540.
— — Verlauf 533—538.
— heliotropische 568, 586.
— durch Schrumpfung etc. 506.
— — Turgor und Wachstum 520.
Kultur in festen Substraten 98.
— in wässrigen Lösungen 99.
Kupfer 107, 108.
Kurztrieb 338.
Kutikula, Permeabilität der oberirdischen 41, 48, 146.
— Permeabilität der unterirdischen 41.

Längenwachstum 348.
— Meßmethoden 348.
— sekundäres 359.
— Verteilung im Blatt 355.
— — im Stengel 353.
— — in der Wurzel 350.
Lävulose, chemischer Reiz 386.
— s. Kohlehydrate.
Landwirtschaft und Nährstoffe 124.
Langtrieb 338.
Lastkrümmung 553 Anm., 555.
latente Merkmale 461.
Lateralgeotropismus 566.
Laubblatt und Niederblatt 426.
Laubfall 429.
Leben, Erklärung 309.
— Ursachen 308.
Lebensbedingungen 363.
Lebensdauer 429.
Lecithin 6.
Leguminosen, N-bindung 286.
Leistungen des Organismus 299, 489 ff.
Leucin 169, 174, 211.
Licht, Absorption bei CO_2-assimilation 158.
— Einfluß auf Blütenbildung 445.
— — — Plasmabewegung 666.
— Intensität, Bedeutung für CO_2-assimilation 152.
— — Einfluß auf Gestaltung 373, 377.
— — — — Wachstum 367—369.
— Produktion 495.
— Qualität, Einfluß auf CO_2-assimilation 153.

Licht, Qualität, Einfluß auf Chlorophyllbildung 379.
— — — — Gestaltung 379.
— — — — Wachstum 378.
— Richtung, Einfluß auf Bewegungen s. Heliotropismus, Phototaxis.
— Richtung, Einfluß auf Polarität und Symmetrie 378.
— wachstumshemmend 369.
Lichtenergie und CO_2-assimilation 157.
Lichtgenuß 374, 576.
Lichtlage der Blätter 576.
Lichtwechsel, Einfluß auf Wachstum 419.
— als Reiz s. Nyktitropismus. Phototaxis, apobatische.
Lipase 184, 193.
Lithium 103.
Lösungen, Theorie 21.
— kolloidale 185.
Lokomotion 500.
— autonome 655.
— induzierte 656, 667 ff.
Luftwurzel, Heliotropismus 570.
— Wachstum 352.

Magnesium 103.
Maltose aus Stärke 181.
Mangan 107.
Mannit 137, 212
Mark, geotropisches Verhalten 537.
Maschinenstruktur 644.
Massenbewegung bei Wasserleitung 59.
— bei Stoffwanderung 206.
Maximum s. Kardinalpunkte.
Mechanische Reize s. Druck, Kontakt, Stoß, Zug.
Mechanismus und Organismus 310.
Merogonie 453.
Metamorphose durch Gallinsekten 391, 427.
— natürliche 427.
Metaphasen der Kernteilung 327.
Methan bei Cellulosegärung 264.
Methanderivate als Nährstoffe 218.
Methoden der Physiologie 4.
Micell 502.
Milchröhren 208.
Milchsäuregärung 263.
Milchzucker 254.
Mimosa, chemische Reize 637.
— nyktitropische Bewegung 621.
— periodische Bewegung 629.
— Stoßreizbewegung 635.
— — Bedeutung 633.
— — Biegungsfestigkeit 633.
— — Mechanik 634.
— — Reizleitung 637.
— Verwundungsreiz 636.
— — Reizleitung 637.
Minimum s. Kardinalpunkte.
— Gesetz des, 101.
Mißbildung durch Mutation 481.
Mobilisierung der Reservestoffe 177—200.
Molekulargewicht durch Plasmolyse 20.
Moose, Austrocknung 386.
Mosaikbastarde 457.
Mutation 481.
Mykorrhiza 291.
Myxomyceten, Formwechsel 299.

Nachtstellung 617.
Nachwirkung äußerer Faktoren bei Abänderung 478, 480.
— äußerer Faktoren bei Geotropismus 540.
— periodischer Erscheinungen 419.
— — Bewegungen 626.
Nährlösung für Autotrophe 100.
— — Heterotrophe 216.
Nährstoffe, feuerbeständige 105.
— verbrennliche 105.
Nährstoffmangel, Einfluß auf Wachstum 384.
Narben, reizbare 641.
Narkotica, Chemotaktisch 668.
— Einfluß auf Assimilation 235.
— — — Atmung 235, 244.
— — — Mimosa 638.
— — — Perzeption 649.
— — — Ranken 607.
— — — Reaktion 649.
— — — Treiben 422.
— Fehlen, formale Bedingung 665.
— osmotisches Verhalten 25.
Nastie 529, 554, 617, 654.
— Uebergang zu Tropismus 616.
Natrium 103, 106.
Nektarien 73.
Neubildungen durch Gallen 392.
— — Pilze 391.
nichtzellulär 313.
Niederblätter und Laubblätter 426.
Niederschlagsmembran 16.
Nitratbildung 274.
Nitratorganismen 219.
Nitrifikation s. Nitrobakterien.
Nitritbildung 274.
Nitrobakterien 273.
— Atmung 277.
— Ernährung mit Kohlensäure 276.
— Morphologie 275.
— Nitratbildner 274.
— Nitritbildner 275.
— Sauerstoffbedarf 274.
— Schädigung durch organische Stoffe 273, 278.
— Vorkommen 279.
Nuclein in Geschlechtszellen 449.
Nutation 357, 520.
— einfache 654.
— ephemere 653.
— epinastische 654.
— hyponastische 654.
— periodische 653.
— rotierende 653.
— undulierende 654.
Nyktitropismus 617.
— Abkühlung als Reiz 619.
— Bedeutung 630.
— bei Blüten 618.
— Erwärmung als Reiz 618, 623.
— bei Laubblättern 620, 622.
— Lichtwechsel als Reiz 620, 622.
— periodische Bewegungen 627.

Nyktitropismus, Rückkrümmung 625.
— Schwerkraft, Einfluß 626.
— Variationsbewegungen 621.
— — Biegungsfestigkeit der Gelenke 624.
— — Mechanik 624.

Oberflächenspannung 662.
Oeffnen der Blüte 617.
Oele, ätherische 7, 213.
— fette s. Fette.
Oelschäume 663.
Oenothera, Mutation 481.
Okulieren 407.
Omnivoren 218, 220.
Optimum s. Kardinalpunkte.
— bei Vorgängen außerhalb des Organismus 648.
Orchideen, Blüten, autonome Bewegungen 652.
Organbildung bei Regeneration 401.
— am Vegetationspunkt 333, 343, 345.
Organisation 12.
Organisationscharakter 472.
Organische Säuren 6.
— — Bildung bei Pilzen 2'8.
— — — — Sukkulenten 239.
— — als Nährstoff 216.
— — osmotische Leistung 498.
Organische Stoffe.
— Nährstoffe bei Autotrophen 137, 173.
— — — Heterotrophen 214 ff.
Organismus und Mechanismus 310.
Organreserven 401.
Orientierungsbewegungen 530.
Orthotrop 549.
Ortsveränderung 500.
Osmose 15.
Osmotaxis 675.
Oxalsäure 104, 238.
Oxydase 247.

Pangenesis 479.
Paralysatoren 190.
Parasiten 215, 225.
Parastichen 335.
paratonisch 642.
Parthenogenesis 451.
Pectin 191.
— Vergärung 265.
Pepsin 194.
Pepton 169, 216.
Peptonorganismen 220, 292.
Periklinen 341.
Periode, große 350, 652.
Periodische Bewegungen 627.
— — Entstehung 628.
— — Mechanik 630.
Periodizität 415.
— in der Blattbildung 420, 425.
— im Dickenwachstum 428.
— in der Gesamtentwicklung 429.
— im Längenwachstum 420.
— — — jährliche 419—425.
— — — tägliche 418.
— in den Tropen 424.
Perzeption 544, 579, s. auch die einzelnen Reizmittel.
— Trennung von Reaktion 544, 579, 649.
Perzeptionsapparat 545, 547, 644.
Pflanzenstoffe 6.
Pfropfen 407.
Pfropfhybriden 466.
Phosphor 101, 175.
photonastisch 617, 620, 654.
Phototaxis 676, 680.
Phototropismus 568.
Pilobolus, Schleuderbewegung 523.
Pilze, Einfluß auf Substrat 390.
— Nährstoffe s. Heterotrophe.
plagiotrop 550.
Plasmabrücken, Bedeutung für Reizleitung 586, 641.
— Bedeutung für Stoffwanderung 206.
Plasmahaut, Osmotische Eigenschaften 27.
Plasmodien, Bewegung 658.
— chemische Zusammensetzung 11.
Plasmolyse 19.
plastische Dehnung 322.
Pneumathoden 47.
Polarität 402, 406, 411.
Pole 332.
Pollenschläuche, Keimungsbedingungen 386.
— Richtungsbewegungen 596.
Polygonum amphibium, Anpassung 307.
Potetometer 39.
Präsentationszeit 540.
Produktion von Energie in der Pflanze 491—497.
progressive Entwicklung 333.
Prophasen der Kernteilung 327.
Propylalkohol, Gärprodukt 260 Anm.
Protease 184, 194.
Protein s. Eiweiß.
Protoplasma 9.
— Bewegung.
— — amöboide 658.
— — Erklärung 662.
— — formale Bedingungen 664.
— — Rotation 661.
— — Zirkulation 661.
— Permeabilität 24, 25.
— — Ursachen 28.
— Struktur 12, 13.
— Wachstum 314.
— Zusammensetzung 10.
Psychrometrische Bewegungen 500.

Qualitäten, mechanische Erklärung 309.
Quellung 501.

Radiär 336.
Ranken, allseits reagierende 604.
— Alterseinrollung 611.
— Autotropismus 609.
— einseits reagierende 604.
— Empfindlichkeit, Verteilung 604.
— Krümmung nach Reiz 613.
— nastische Krümmung 616.
— Nutation, rotierende 602, 653.
— Perzeption 604, 606.

Ranken, Reizung beider Seiten 604.
— — durch chemische Einflüsse 607.
— — — Elektrizität 607.
— — — Kontakt 605.
— — — Temperatur 607.
— tropistische Krümmung 604.
— Umwindung der Stütze 609.
— Wachstumsverteilung 603.
Ranunculus aquatilis, Anpassung 307.
Rassen 469, 474.
Reaktion s. Perzeption.
— zweckmäßige 308.
Reaktionsformen 529.
Recessive Merkmale 457.
Reduktionsteilung 450, 465.
Reflexbewegung 646.
Regeneration 400—402.
— aus der einzelnen Zelle 465.
— aus somatischen Zellen 465.
— Ursachen 410.
Regulationen 222, 310, 647.
Reis 407.
Reiz 310, 363, 611.
Reize, allgemeine 528, 643.
— chemische etc. s. die einzelnen Reizmittel.
— spezielle 528.
— spezifische 643.
Reizanlaß 645.
Reizbewegungen, Allg. Charakter 642.
Reizkette 647.
Reizkraft und Reaktion 647.
Reizleitung bei Drosera 615.
— bei Heliotropismus 579, 580, 581, 586.
— bei Mimosa 637.
— bei Ranken 608.
Reizmittel 529, 645.
Reizreaktion 529.
Reizstoffe 108.
Reservestoffe 178, 179, 196, 197.
Resorption bei Insektivoren 224.
Reversibilität der Enzymwirkung 187.
Rezeptionsbewegungen 642.
Rheotaxis 676.
Rheotropismus 600.
Rhinanthaceen, Parasitismus 227.
Rhizome, Geotropismus 550, 552.
Richtungsbewegungen 529.
Ringelung 59, 207.
Rohrzucker als Reservestoff 197.
Rotation 661.
Rubidium 103.
Rückenseite 336.
Rückschläge 457, 466.
Ruhe 416, 425.
Ruhe, Atmung während derselben 416.
Ruheperiode 422.

Saccharomyces, Erreger der Alkoholgärung 251.
— Mycoderma 263.
Säuren, organische s. organisch.
Salpetersäure, Assimilation 161.
— Bildung 274.
— Vorkommen 164, 166.
Salzpflanzen 120, 389.
Samen s. Keimung.
Sammelarten 470.
Saprophyten 215.
Sauerstoff, locker gebunden 260, 261.
— Notwendigkeit für Anaerobionten 260.
— — für Atmung 231.
— — für Bewegung 665.
— — für Gärung 257.
— — für Wachstum 384.
— Vorkommen in der Zelle 236.
Sauerstoffstarre 649.
Scheidewände, Anordnung 328.
Scheitelzelle 340.
Schimmelpilze, Ernährung 215, 216.
Schlafstellung 617.
Schleim als Reservestoff 197.
Schleuderbewegungen bei Catasetum 527.
— bei Farnkräutern 512.
— bei Früchten 523.
— bei Pilzen 522.
— bei Staubgefäßen 525.
— Ursache 506 ff., 512, 521 ff.
Schließen der Blüten 617.
Schließzellen 47.
Schlingpflanzen s. Winden.
Schrägzeilen 335.
Schraubenstellung 334.
Schrumpfungsbewegungen 506.
Schrumpfungsellipsoid 505.
Schwärmsporen 433.
Schwefel 101, 175.
— bei Beggiatoa 267.
Schwefelbakterien, farblose 267.
— neue Gruppe 278.
— rote 270.
Schwefelsäure, Assimilation 175.
— Bildung bei Beggiatoa 269.
Schwefelwasserstoff 267.
Schwerkraft, Aufhebung ihrer Wirkung auf dem Klinostat 531.
— auslösende Wirkung 539.
— Einwirkung auf Dickenwachstum 382.
— — — Längenwachstum 382.
— — — Richtung s. Geotaxis, Geotropismus.
— — — Symmetrie 381.
— Ersatz durch Zentrifugalkraft 531.
— Intensität 542.
— Richtung 381, 543.
— Schwellenwert 542.
Schwimmbewegungen 656.
Seifenlamellen 328.
Seitenwurzeln, Geotropismus 550.
Sekretion von peptischen Enzymen 224.
— — Säuren 224.
— — Wasser 62, 70.
Selektion 469—472.
Semipermeabel 16, 18.
Siebröhren 207.
Silicium 106.
Soma, somatisch 332.
somatische Zellen, Anlagen 464.
Spalten der Bastarde 459, 465.
— von Cytisus Adami 466.
Spaltöffnungen 47.
— Aufnahme der Kohlensäure 147.

Spaltöffnungen, Bau 50.
— Mechanik 49.
Oeffnung, äußere Einflüsse 51—53.
Spaltungsregel, Mendels 459.
Speicherung in der Zelle 26.
Spermatozoen 438, 668.
Spezialisten 218, 220.
Spindelfasern 327.
Spitze 332, 402.
Spitzenwachstum 316.
spontane Bewegungen 642.
Sporangium, Oeffnung 512.
Sporenausschleuderung 522.
Sproß, Streckung 353.
Stärke, Assimilationsprodukt 135.
— Auswanderung 178.
— Bildung aus Zucker etc. 137.
— — transitorische 208.
— Lösung 180.
Standort 475.
— Anpassungen an denselben 307.
Starrezustände 648.
Statocyste, Statolith 545.
Staubfäden, Bewegungen 525, 641.
Stauden, Periodizität 423.
Stengelkletterer 611.
Stickstoff, Assimilation des atmosphärischen 282f.
— — der Autotrophen 161, s Ammoniak u. Salpetersäure.
— — Eiweißbildung 167.
— — der Heterotrophen 219.
— — Lichtwirkung 171.
— des organisch gebundenen 173.
— atmosphärischer 162, 165, 282, 286.
— Bindung im Acker 282.
— — durch Clostridium 283.
— — durch Leguminosen 286.
— — durch andere Phanerogamen 290.
— durch Pilze 285.
— Düngung 167.
— Gewinn 164.
— Mangel, Etiolement 384.
— als Nährstoff 105.
— Verlust 164.
Stoff und Form 311.
Stoffaufnahme der Landpflanze 31.
— der Zelle 15, 30.
Stoffwanderung 201
— Organe 206, 207.
— Ursachen 203, 205.
Stoffwechsel 4.
Stoßreiz 636.
— bei Cynareen 640.
— bei Mimosa 631.
— bei Narben 641.
bei anderen Objekten 637, 641.
Streckung 346f.
Strontium 104.
Struktur, spezifische 414.
Sublimat 107, 668.
Substanz, embryonale 332.
Substratrichtung 599.
Stylidium, autonome Bewegung 652.
Symbiose 287 ff., 396.
Symmetrie 333.
Tagesperiode 418, 627.
Tagesschlaf 623.
Tagstellung 617.
Tätigkeit 416.
Taxis 667.
Teilung des Kernes 326.
— der Zelle 327.
Teilungsgröße 330.
Temperatur, Einfluß auf die Wachstumszone 366.
— als formale Bedingung 306, 648, 665.
— formative Effekte 367.
— Kardinalpunkte 364, 648.
— der Pflanze 491.
Temperaturwechsel, Einfluß auf Wachstum 419.
— Reiz bei Bewegungen 617, 623.
Tetrathionsäure 278.
thermonastisch 616, 617.
Thermotaxis 676.
Thermotropismus 590.
Thigmotaxis 676.
Thiosulfat 278.
Thiothrix 270.
Thyllen 361.
Tod 416, 430, 443.
Tonotaxis = Osmotaxis.
Torsion, autonome 654.
— geotropische 558, 560.
— heliotropische 574 ff.
— durch Schrumpfung 511.
Tracheen und Tracheiden 81, 82, s. Gefäße.
Transpiration 31, 44.
— abhängig von äußeren Faktoren 48.
— — von den Spaltöffnungen 49.
— — von der Struktur der Pflanze 46.
— Bedeutung 54.
— Einfluß auf Nährstoffaufnahme 54.
— — — Temperatur der Pflanze 55.
— — — Wassersteigen 91.
— Förderung 54.
— formative Erfolge 388.
— Größe 54.
— Hemmung 53.
— innere 47.
— kutikuläre 48.
— Nachweis 45.
— stomatäre 48.
Transplantation 405.
Traubensäure 218.
Traumatotaxis 681.
Traumatotropismus 600.
Treiben, künstliches 421, 424.
Trockengewicht, Abnahme im Dunkeln 230.
— Zunahme in Wasserkultur 99, 101.
Trockenstarre 665.
Tropismus 529, 616.
Trypsin 194, 195, 200.
Tüpfel 58, 205.
Turgor 17, 320, 516 ff.
Tyrosin 169, 211, 548.

Ueberverlängerung im Dunkeln 371.
— bei Stickstoffmangel 384.

Umbildung von Organen.
— durch korrelative Einflüsse 403 ff.
— durch die Lichtintensität 377.
— durch Pilze etc. 391.
Undulierende Nutation 654.
Unterlage 407.
Ursachen des Geschehens in der Pflanze 309.
— — — im Mechanismus 309.
— der pflanzlichen Gestalt 414.
Urobakterien 272.
Urticaceen, Staubgefäße, Bewegungen 525.

Vakuole 9.
Variation s. auch Anpassung, Art, Mutation.
— fluktuierende 473.
Variationsbewegungen 520.
— autonome 651.
— geotropische 560.
— heliotropische 575.
— paratonische 529.
Vegetationspunkt 331.
— basaler 332.
— Bau 340, 342, 344.
— Form 336.
— interkalarer 332, 355.
— des Stengels 337.
— Symmetrie 333, 336.
— Tätigkeit 332.
— terminaler 332.
— Wachstum 341.
— Wachstumsverteilung 346.
— der Wurzel 344.
— Zellenordnung 340ff
Verbrennung, chemische und physiologische 246.
Vererbung 460, 469.
— Substrat 461, 462.
Vergleich von Intensitäten 646.
Verjüngung 447, 453.
Verkleinerung, harmonische 384.
Verkürzung beim Dickenwachstum 359.
Vermischung von Anlagen 454.
Verschmelzung bei Befruchtung 433, 434, 438, 441.
Verstümmelung, Vererbbarkeit 479.
Verwachsung bei Transplantation 407.
Verwesung 266.
Verwundung, Heilung 399.
— Regeneration 400.
— Reiz für Plasmabewegung 666.
— Richtungsreiz 600, 681.
Verzweigung, Blatt 339.
— dichotome und seitliche 333.
— Sproß 338.
— Wurzel 345.
Vielzellbildung 330.
Volumveränderung und Wachstum 313.

Wachs 6.
Wachstum 313.
— Beeinflussung durch Gifte 385.
— — — Sauerstoff 385.
— Dauer 358.
— embryonales 346.
Wachstum und Fortpflanzung 437.
— ohne Fortpflanzung 443.
— Geschwindigkeit 357.
— der Glieder s. diese.
— des Protoplasmas 314.
— stoßweise Aenderungen 355.
— Verteilung in den Gliedern s. diese.
— der Zelle, der künstlichen 317.
— der Zellhaut s. diese.
Wachstumsbewegungen 520, 652.
— -fähigkeit 365.
— -perioden 346, 359.
— -zonen 351.
Wärmeproduktion 491.
Wärmestarre 365.
Wahlvermögen 26.
Wanderstoffe 178, 209.
Wasser, Abgabe s. Bluten, Transpiration.
— Aufnahme durch oberirdische Teile 40.
— — — Wurzel 36.
— — — Zelle 30.
— — — — Beeinflussung durch versch. Faktoren 39.
— Ausscheidung durch Hydathoden 70, 73.
— Bedeutung für Bewegungen 664.
— Bewegung in der Pflanze 56—58.
— Einfluß auf Keimung 306.
— — auf Wachstum 386.
— Entziehung 387.
— Leitung 32.
— — Einfluß lebender Zellen 92—94.
— — durch Gefäße 59.
— — im Gefäßlumen 60.
— — Geschwindigkeit 76.
— — Höhe 77.
— — durch Kapillarität 89.
— — Menge 75.
— — durch Parenchym 58.
— — Richtung 75.
— — durch Saugkraft 79.
— — im toten Baum 92.
— — durch Wurzeldruck 77.
Wasserdrüsen 72.
Wassergehalt des Bodens 33, 388.
— der Luft 388.
Wasserkapazität 33.
Wasserkultur 99.
Wasserpflanzen, Stoffaufnahme 30.
— Ursachen ihrer Form 389.
Wasserstoff, Gärprodukt 264.
Welken 307.
Widerlage 505.
Windepflanzen 561.
— Geotropismus 562, 566.
— Kreisende Bewegungen 563.
— Stütze 565.
— Torsionen 566.
— Windungen 565.
Windungen 501.
— autonome 654.
— an Ranken s. diese.
— durch Schrumpfung 509.
— bei Windepflanzen 565.
Wirtelstellung 334.
Wüste 119.
Wundheilung 399.

Wurzel, Bedingungen der Entstehung 411.
— Funktion 33.
— Größe 35.
— Periodizität des Wachstums 423.
— Verzweigung 33, 119, 345.
— Wasseraufnahme 35.
— Zuwachs 353.
Wurzelabdrücke auf Kalk 116.
Wurzeldruck s. Bluten.
Wurzelhaare 35.
— Funktion 115 f.
Wurzelhaube 343.
Wurzelranker 611.

Xerophyten, Anpassung 307.

Zeiger am Bogen 349.
Zelle, Abrundung 360.
— ausgewachsene 360.
— Bau 9.
— Elementarorganismus 313.
— embryonale 360.
— Form 360.
— Inhalt 362.
— osmotische 17.
— Regeneration 465.
— Wachstum 313.
Zellfusion 362.
Zellhaut 362.
— Bildung 315.
— Dehnung durch osmotischen Druck 518.
— Schichtung 324.
— Wachstum durch Apposition 318, 323.
— — Aufhören 325.
— — Bedeutung des Zellkerns 325.
— — — — osmotischen Druckes 322.
— — in Dicke 323.
Zellhaut, Wachstum in Fläche 318.
— — interkalares 316.
— — durch Intussuszeption 318, 321.
— — durch Kappenbildung 320.
— — durch Plasmaeinwanderung 324.
— — durch plastische Dehnung 320.
— — an der Spitze 316.
Zellkern 9, 325.
— Bewegung 681.
Zellsaft 9, 10.
Zellteilung 326 f.
zelluläre Pflanzen 313.
Zellwand (s. Zellhaut) 9, 10.
Zentrifugalkraft 531.
Zink 107.
Zirkulation 661.
Zone maximalen Wachstums 351.
Zuchtwahl 469.
Zuckerbildung aus Fett 241.
— durch niedere Temperatur 212.
Zug, Einfluß auf Wachstum 383.
Zugfasern 327.
Zusammensetzung, chemische 5, 7.
Zuwachs 350.
— maximaler 357.
Zweige.
— Abwerfen 429.
— Autotropismus 554.
— Eigenwinkel 555.
— exzentrische Verdickung 382.
— Plagiotropie 553.
— Richtungsursachen 553 f.
— Umstimmung zu Orthotropie 553.
Zweiteilung der Zelle 328, 330.
Zymase 255.
Zymasen 256.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a./S.

STANFORD UNIVERSITY LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below

LIBRARY OF THE

581.1 .J84 C.1
Vorlesungen uber Pflanzenphysi
Stanford University Libraries
3 6105 031 186 666

74500

G.E.STECHERT